



Étude de la structure des populations et du régime alimentaire de l'anchois européen (*Engraulis encrasicolus*) et de la sardine européenne (*Sardina pilchardus*) : relations avec l'environnement

Sharif Jemaa

► To cite this version:

Sharif Jemaa. Étude de la structure des populations et du régime alimentaire de l'anchois européen (*Engraulis encrasicolus*) et de la sardine européenne (*Sardina pilchardus*) : relations avec l'environnement. Biodiversité et Ecologie. Université du Littoral Côte d'Opale, 2014. Français. NNT : 2014DUNK0391 . tel-01359945

HAL Id: tel-01359945

<https://theses.hal.science/tel-01359945>

Submitted on 5 Sep 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Thèse de doctorat de l'Université du Littoral

École Doctorale 104 "*Sciences de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement*" Spécialité : Géosciences, Écologie, Paléontologie, Océanographie

Étude de la structure des populations et du régime alimentaire de l'anchois européen (*Engraulis encrasicolus*) et de la sardine européenne (*Sardina pilchardus*): relations avec l'environnement

Thèse présentée par

Sharif JEMAA

Soutenue le 27 Novembre 2014

pour obtenir le grade de Docteur de l'Université du Littoral Côte d'Opale

Jury :

Jacques PANFILI	Directeur de recherche, IRD Montpellier, Rapporteur
Filip VOLCKAERT	Professeur, University of Leuven, Rapporteur
Jacques MASSE	Chercheur, IFREMER Nantes, Examineur
Jean-Michel BRYLINSKI	Professeur, Université du Littoral, Examineur
Gaby KHALAF	Professeur, Centre de Recherches Marines, Co-directeur de thèse
Rachid AMARA	Professeur, Université du Littoral, Directeur de thèse

A ma famille

A mon père, ma mère et mes deux frères

Remerciement

Je tiens à remercier Mr. Jacques PANFILI et Mr. Filip VOLCKAERT qui ont jugé ce travail, Mr. Jacques MASSÉ pour sa présence au jury, ainsi que Mr. Jean-Michel BRYLINSKI qui a accepté de présider le Jury. Ils m'ont tous fait l'honneur d'être présents à ma soutenance de thèse et leurs remarques m'ont été très bénéfiques.

Je suis redevable à l'ULCO, en particulier à mon Laboratoire d'accueil, le LOG, ainsi qu'à Rachid Amara pour m'avoir accueillie pendant mes années de thèse. Ils m'ont offert un cadre de travail très enrichissant.

Mes remerciements sont également adressés au conseil national de la recherche scientifique CNRS-Liban, pour m'avoir donné une bourse pour effectuer la thèse, ainsi que pour m'avoir accueilli durant ma thèse au sein de son département centre national de recherche marine CNRM.

Je remercie mon directeur de thèse Rachid Amara et mon co-directeur de thèse Gaby Khalaf, Sans votre confiance et votre soutien, cette thèse n'aurait pas été possible. Merci à vous deux, pour l'encadrement ainsi que pour avoir mis à ma disposition vos vastes expériences, conseils et interprétations pour m'aider à accomplir ce travail, qui n'aurait pu être mené à bien sans votre entière implication, votre patience et gentillesse.

De nombreuses personnes ont participé à ce travail et permis son aboutissement. Je tiens à leur exprimer ma gratitude. Je remercie particulièrement tous le personnel qui mon aider a effectué l'échantillonnage dans différents pays, ainsi que Perrine Cuvillier et Mélanie Dussenne pour leur aide.

Mes remerciements chaleureux sont spécialement adressés à Mahmoud Bacha, qui m'a initié aux logiciels statistiques et m'a beaucoup aidé lors du traitement statistique de mes données, je lui exprime ma profonde reconnaissance et ma sincère amitié.

Je voudrais remercier également Khalef Rabhi de la MREN Wimereux pour son aide précieuse dans la préparation des otolithes d'anchois et de sardine et pour ça initiation au TNPC.

De même, je tiens à remercier tous le personnel du CNRS-Liban pour leur accueil chaleureux ainsi que pour leur gentillesse et confiance. Je tiens à remercier aussi tous les membres de l'équipe du CNRS Batroun Liban. Myriam Lteif pour son support et son aide le long de ma thèse et Antony Ouba pour son soutien tout le long de ma thèse.

Mes remerciements vont ensuite à tous mes collègues Céline Mahfouz, Elissar Jmayel, Aurore Asaker, Abed Elrahman Hassoun, je remercie ensuite Alaa Al Hanna , Christine Ohanian, Mazen Bitar, Charbel Fares et tous mes amis.

Ma profonde gratitude et mon obligeance va ensuite envers ma famille, mes parents Saad et Thérèse Jemaa, mes deux frères Fouad et Imad. Leur foi en moi et leur soutien m'ont été primordiaux.

Finalement, un immense merci à Mona Ibrahim, sa présence m'a été importante durant ma vie et pour la concrétisation de mon travail. Elle m'a enrobée d'amour et d'affection pendant les moments les plus délicats.

Avant-propos

Cette thèse s'inscrit dans le cadre d'une convention de collaboration entre l'Université du Littoral Côte d'Opale (ULCO) et le CNRS Libanais.

Dans le cadre de cette convention, monsieur Sharif JEMAA a bénéficié d'une bourse de mobilité financée par le CNRS Libanais.

Les travaux de recherche ont été effectués au sein du laboratoire d'Océanologie et Géosciences à la Maison de la Recherche en Environnement Naturel de Wimereux sous la direction du professeur Rachid AMARA.

LISTE DES PUBLICATIONS ISSUES DE CE TRAVAIL DE THESE

Bacha, M., Jemaa, S., Hamitouche, A., Rabhi, K., Amara, R., 2014. Population structure of the European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the SW Mediterranean Sea, and the Atlantic Ocean: evidence from otolith shape analysis. ICES Journal of Marine Sciences, doi: 10.1093/icesjms/fsu097.

Jemaa, S., Bacha, M., Khalaf, G., Amara, R., 2014. Evidence for population complexity of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) along its distributional range. (Fisheries Research). Submitted (10/09/2014).

Jemaa, S., Bacha, M., Khalaf, G., Dessailly, D., Rabhi, K., Amara, R., 2014. What can otolith shape analysis tell us about population structure of the European sardine, *Sardina pilchardus*, from Atlantic and Mediterranean waters? Journal of Sea Research, 96 (2015) 11–17

Jemaa, S., Cuvilliers, P., Bacha, M., Khalaf, G., Amara, R., 2014. Etude du régime alimentaire de l'anchois européen (*Engraulis encrasicolus*) en Atlantique Nord-Est et en Méditerranée. (Journal Scientifique Libanais). Accepté

Jemaa, S., Dussène, M., Bacha, M., Khalaf, G., Amara, R., Étude du régime alimentaire de la sardine européenne (*Sardina pilchardus*) en Méditerranée et en Atlantique Nord-est. (en préparation).

Jemaa, S., Dussène, M., Cuvilliers, P., Bacha, M., Khalaf, G., Amara, R., Comparaison du régime alimentaire de l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) et de la sardine (*Sardina pilchardus*) en Atlantique et en Méditerranée. (Journal Scientifique Libanais). Soumis en septembre 2014.

Sommaire

Chapitre I : Introduction générale

Introduction.....	1
I. Importance écologique et économique des petits poissons pélagiques	3
II. Populations de sardines européennes et d'anchois européens	4
II.1. Exploitation de l'anchois européen (<i>Engraulis encrasicolus</i>)	6
II.2. Exploitation de la sardine européenne (<i>Sardina pilchardus</i>)	8
III. Concepts de population et de stock.....	10
III.1. Le concept de stock : un amalgame de définitions	11
III.2. Méthodes d'identification des stocks.....	13
IV. Structuration des populations et des stocks de sardine et d'anchois	18
IV.1. Structuration des populations de sardines européennes	18
IV.1.1 Structuration basée sur les caractères méristiques et morphologiques	18
IV.1.2 Structuration génétique des populations de sardines	19
IV.2. Structuration génétique et morphométrique des populations d'anchois européens....	20
V. Gestion des populations d'anchois européen et de la sardine européenne	22
VI. Objectifs et organisation de la thèse	26

Chapitre II : Matériel et méthodes

I. Zones d'études.....	31
I.1. La Méditerranée.....	31
I.1.1. Caractéristiques générales.	31
I.1.2. Hydrologie et hydrodynamique.....	32
I.1.3. Concentrations en nutriments et productivité.....	38
I.2. Atlantique nord-est.	39
I.2.1. Caractéristiques générales.	39
I.2.2. Hydrologie et hydrodynamique	39

I.2.3. Zone d'upwelling.....	41
I.3. Choix des sites d'étude	45
II. Présentation des espèces étudiées	46
II.1. Anchois européen <i>Engraulis encrasicolus</i>	46
II.2. La sardine européenne, <i>Sardina pilchardus</i>	49
III. Etude otolithométrique.....	53
III.1. Description de l'otolithe	53
III.2. Morphologie des otolithes.....	54
III.3. Utilisations et applications des otolithes.....	57
III.4. Analyse de forme et description du contour des otolithes	59
III.4.1. Numérisation des <i>sagittae</i> (acquisition des images).....	59
III.4.2. Descripteurs de distance et indices de forme	61
III.4.3. Analyse du contour de la sagitta : analyse elliptique de Fourier.	62
III.4.4. Normalisation et analyses statistiques appliquées	67
III.4.5. Synthèse des informations sur les poissons utilisés pour l'analyse de forme de l'otolithe.....	68
IV. Régime alimentaire des anchois et des sardines.....	70
IV.1. protocole d'étude	70
IV.2. Exploitation des données	71
IV.2.1. Intensité de l'alimentation	71
IV.2.2. indices alimentaires	72
IV.2.3. Analyse des données.....	73
 Chapitre III : Structuration des populations et des stocks de sardine et d'anchois	
III.1. Population structure of the European anchovy, <i>Engraulis encrasicolus</i> , in the SW Mediterranean Sea, and the Atlantic Ocean: evidence from otolith shape analysis	77
Introduction.....	79

Material and methods.....	81
Results.....	84
Discussion.....	88
III.2. Evidence for population complexity of the European anchovy (<i>Engraulis encrasicolus</i>) along its distributional range.....	92
Introduction.....	94
Material and methods.....	96
Results.....	101
Discussion.....	105
Conclusion.....	108
III.3. What can otolith shape analysis tell us about population structure of the European sardine, <i>Sardina pilchardus</i> , from Atlantic and Mediterranean waters?	110
Introduction.....	112
Materials and Methods.....	114
Discussion.....	122
Conclusion.....	126
Chapitre IV : Ecologie Trophique	
IV.1. Etude du régime alimentaire de l'anchois européen (<i>Engraulis encrasicolus</i>) en Atlantique Nord-Est et en Méditerranée.....	128
Introduction.....	131
Matériel et méthodes.....	132
Résultats et Discussion.....	135
IV.2. Étude du régime alimentaire de la sardine européenne (<i>Sardina pilchardus</i>) en Méditerranée et en Atlantique Nord-est.....	146
Introduction.....	147
Matériel et méthodes.....	148
Résultats et discussion.....	152

IV.3. Comparaison du régime alimentaire de l'anchois (<i>Engraulis encrasicolus</i>) et de la sardine (<i>Sardina pilchardus</i>) en Atlantique et en Méditerranée.....	154
Introduction.....	161
Matériel et méthodes.....	162
Résultats et discussion	166
Chapitre V : Discussion générale	
I. Apport de l'analyse de la forme de l'otolithe dans la connaissance de la structuration des populations d'anchois et de sardines.....	176
I.1. Structuration des populations d'anchois.....	178
I.2. Structuration des populations de sardines	182
I.3. Signification des structurations de populations observées	185
II. étude du régime alimentaire de la sardine et de l'anchois dans différentes régions de la Méditerranée et de l'Atlantique.	187
Liste des tableaux et des figures	191
Références.....	200

Chapitre I

Introduction générale

Introduction

Le poisson et les pêcheries font partie intégrante de la plupart des sociétés et contribuent grandement à la santé et au bien-être économiques et sociaux dans de nombreux pays et régions. Malgré l'importance et la valeur considérable des pêcheries, ou plus exactement à cause d'elles, les ressources halieutiques de la planète souffrent des conséquences conjuguées de l'exploitation massive et, dans certains cas, de la dégradation de l'environnement. Selon les dernières statistiques disponibles, près de 30 % des stocks de poisson sont surexploités (ce qui signifie que les captures sont supérieures au niveau qui permettrait aux stocks halieutiques d'atteindre un niveau de stock durable), 57 % sont pleinement exploités (c'est-à-dire que les prises atteignent ou avoisinent le rendement constant maximal) et seulement 13 % ne sont pas pleinement exploités (FAO 2011, Figure I.1). La situation est plus inquiétante en Méditerranée où 78 % des stocks de poissons font l'objet d'une surpêche (CGPM, 2011).

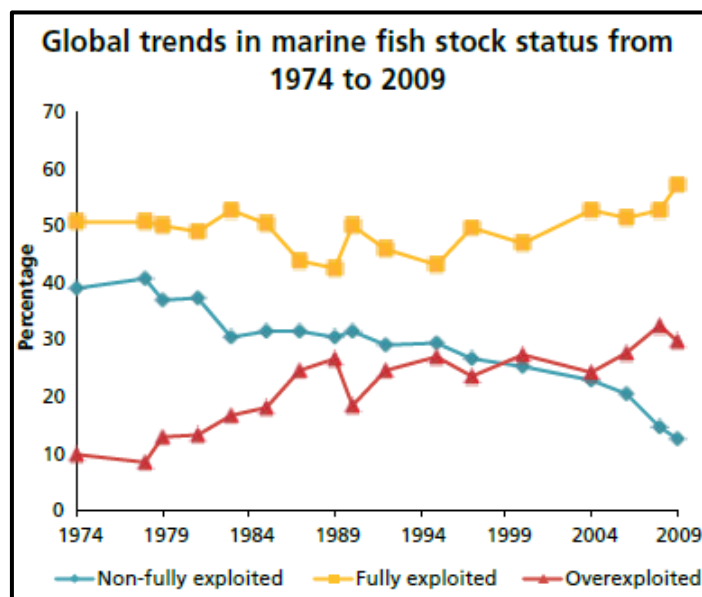


Figure I.1 : Évolution de l'état des stocks halieutiques entre 1974 et 2009 (FAO, 2011).

Cette situation inacceptable tient à de nombreuses raisons, mais les motifs essentiels se résument tous en une mauvaise gestion des pêcheries dans la plupart des pays. La nécessité d'assurer un développement durable des pêcheries est prescrite à la fois par la Convention des Nations Unies sur le Droit de la Mer (CNUDM) et la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement (CNUED). Elle est expressément formulée dans le code de conduite pour une pêche responsable de l'Organisation des Nations Unies pour

l'Alimentation et l'Agriculture (FAO, 1999) qui donne au concept et aux principes de développement durable un caractère plus opérationnel.

Dans ce contexte, la préservation et la gestion raisonnée des ressources halieutiques sont devenues une priorité mondiale et une attention particulière est portée aux petits poissons pélagiques dont la pêche et l'industrie de transformation font vivre 10 à 12 % de la population mondiale (FAO, 2014). À ce rôle socio-économique majeur s'ajoute un rôle écologique clé pour ces espèces. En effet, il est connu que les petits poissons pélagiques subissent des variations importantes d'abondance et de capture. Ces variations peuvent affecter la dynamique des écosystèmes par le contrôle qu'elles pourraient exercer sur les niveaux trophiques supérieurs (poissons piscivores, oiseaux marins et mammifères marins) et inférieurs (zooplancton).

Le groupe de travail du CGPM (Commission Générale des Pêches pour la Méditerranée) (CGPM, 2011) a analysé les variations de plusieurs stocks de petits pélagiques à travers la Méditerranée. Les évaluations des stocks de sardines et d'anchois dans sept sous-régions en Méditerranée montrent que la plupart des stocks sont pleinement exploités et environ 71 % des stocks sont surexploités (Commission Européenne, 2014). Les stocks de sardines et d'anchois dans le golfe du Lion et le stock d'anchois dans le détroit de Sicile sont considérés comme étant particulièrement en mauvais état (CGPM, 2011). En 2005, plus de 250 000 tonnes de sardines fréquentaient les eaux du plateau continental du golfe du Lion. En 2011, le stock avait fondu à 45 000 tonnes avant de remonter légèrement à 70 000 tonnes en 2012 grâce à des mesures de préservation de la ressource (Figure I.2).

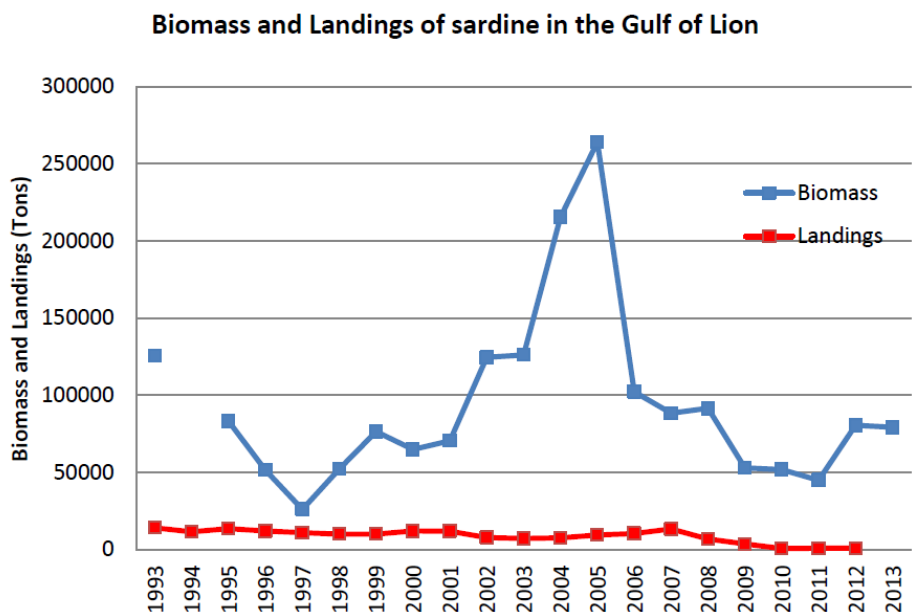


Figure I.2 : Évolution de la biomasse et des captures de la sardine européenne dans le golfe du Lion (FAO, 2012).

Dans ce contexte et tenant compte de l'importance tant économique qu'écologique de petits poissons pélagiques, il paraît crucial de gérer de façon optimale et durable ces ressources. Une gestion rationnelle des ressources halieutiques exige la circonscription d'unités d'aménagements correspondant à une réalité biologique et la compréhension des mécanismes biologiques et environnementaux structurant leurs répartitions afin de déterminer les niveaux de prélèvement durables. La connaissance de la structuration des populations et l'identification des stocks servant à déterminer les limites des unités de gestion sont une phase fondamentale du processus d'aménagement et de gestion d'une pêcherie (Quetglas et al., 2012). Une mauvaise identification des stocks et de leurs paramètres démographiques associés peut entraîner une mauvaise évaluation et gestion de ces stocks et, par conséquent, les mettre en péril.

I. Importance écologique et économique des petits poissons pélagiques

Les espèces "pélagiques" sont les poissons vivants entre la surface et le fond des océans (appelée "zone pélagique" ou "colonne d'eau"). Les petits poissons pélagiques peuvent être aussi définis comme les poissons du plateau continental, également appelés poissons bleus. Ils regroupent plusieurs centaines d'espèces ayant des caractéristiques communes : une coloration bleue sombre sur le dos et argentée sur le ventre censée les protéger des prédateurs (oiseaux marins), une forme allongée et un mode de vie souvent

grégaire (qui se rassemblent en bancs). Sardine (*Sardina pilchardus*), anchois (*Engraulis encrasicolus*), sardinelle ronde (*Sardinella aurita*), sardinelle plate (*Sardinella maderensis*), hareng (*Clupea harengus*) et chinchard européen (*Trachurus trachurus*), sont les principales espèces de petits poissons pélagiques dans l'Atlantique nord-est. Ces espèces tiennent une place considérable dans l'équilibre alimentaire de nombreuses populations parmi les plus pauvres dans cette région. Ces espèces, qui représentent les volumes les plus importants dans les captures de toutes les mers du globe, sont aussi les espèces les plus convoitées par l'industrie minotière. En effet, les petits pélagiques constituent la plus grande part des captures marines mondiales. Ils représentaient, selon la FAO (2011), 22% des captures mondiales totales (soit 19.9 millions de tonnes) en 2009. En Méditerranée, les petits pélagiques (sardines, anchois, maquereaux, sprats et sardinelles) totalisent presque 50% des débarquements totaux annuels de la pêche (Ramon et Castro, 1997). Parmi eux, l'anchois et la sardine sont les espèces les plus importantes en termes d'intérêt commercial et de biomasse (FAO, 2005; Pinnegar et al., 2003). Ces deux espèces sont ciblées depuis 1950 par la pêche industrielle pour la fabrication de farine et d'huile de poisson.

Les petits poissons pélagiques comme la sardine et l'anchois sont des espèces clés dans la chaîne trophique marine et leur présence est nécessaire pour maintenir l'équilibre des écosystèmes (Smith et al., 2011). Étant planctonophages, ils peuvent exercer un contrôle sur l'abondance du zooplancton qu'ils consomment, contrôle "top-down" ou bien sur celle de leurs propres prédateurs, contrôle "bottom-up" selon les situations (Bakun, 1996). Par exemple, des effondrements de populations de sardines et d'anchois ont été accompagnés par des fortes baisses de la quantité d'oiseaux marins et de mammifères marins (Chavez et al., 2003). Par conséquent, des changements majeurs dans l'abondance de ces espèces peuvent être accompagnés par des changements marqués dans la structure de l'écosystème (Alheit et al., 2009). La prédation naturelle (mammifères, oiseaux marins, poissons) et la pêche (artisanale près des côtes et industrielle plus au large) constituent les principales sources de mortalité des individus adultes.

II. Populations de sardines européennes et d'anchois européens

Sardine et anchois sont de petits poissons pélagiques grégaires appartenant à l'ordre des clupéiformes. La distribution de ces deux espèces est restreinte au plateau continental en Atlantique Nord-Est et en Méditerranée. Les conditions océanographiques le long du plateau forment une mosaïque d'habitats hétérogènes à petite et moyenne échelle. Anchois et

sardines diffèrent souvent les uns des autres en ce qui concerne leurs caractéristiques individuelles et leurs habitats (Barange et al., 2005). En général, les anchois s'alimentent sur des particules plus grandes, présentent un corps plus petit (en taille et en poids), et ont une migration moindre que la sardine. Les anchois sont également plus souvent associés à des régions d'upwelling ou soumis à l'influence de l'eau douce, tandis que la sardine se retrouve plus au large. Les migrations de l'anchois et de la sardine sont très peu connues. La fragilité des espèces ne permet pas les opérations de marquage.

Sardines et anchois sont des espèces de petite taille (entre 10 et 40 cm) et avec une durée de vie courte (3-4 ans) (Rochet, 2000). Pour compenser la faible durée de vie, ces espèces présentent une maturation précoce et produisent une grande quantité d'œufs pondus par lots successifs (ponte fractionnée) durant la période de frai (Blaxter et Hunter, 1982; Rochet, 2000; Zarraonaindia et al., 2012). L'étalement de la saison de ponte est un atout pour la survie des œufs et des larves qui ont ainsi plus de chances de se développer dans un milieu favorable. Ils se reproduisent généralement sur le plateau continental, en pleines eaux, et les œufs s'accumulent près de la surface du fait de leur légère flottabilité (Chlaida et al., 2009). Les juvéniles sont concentrés dans des zones de nurseries localisées en zone côtière (entre 50 et 100 m de profondeur). La localisation des frayères et nurseries des deux espèces est sensiblement similaire (Figure I.3). Comme beaucoup de petits pélagiques, ils ont une stratégie de reproduction dite "r" à cycle biologique court, ayant une grande vitesse de multiplication et donc un taux de renouvellement rapide favorisant un fort taux de croissance (Lévêque, 2001). Ils peuvent potentiellement doubler le nombre de leurs populations en l'espace de quelques mois. L'âge de la première reproduction étant généralement situé entre 6 et 18 mois selon les régions.

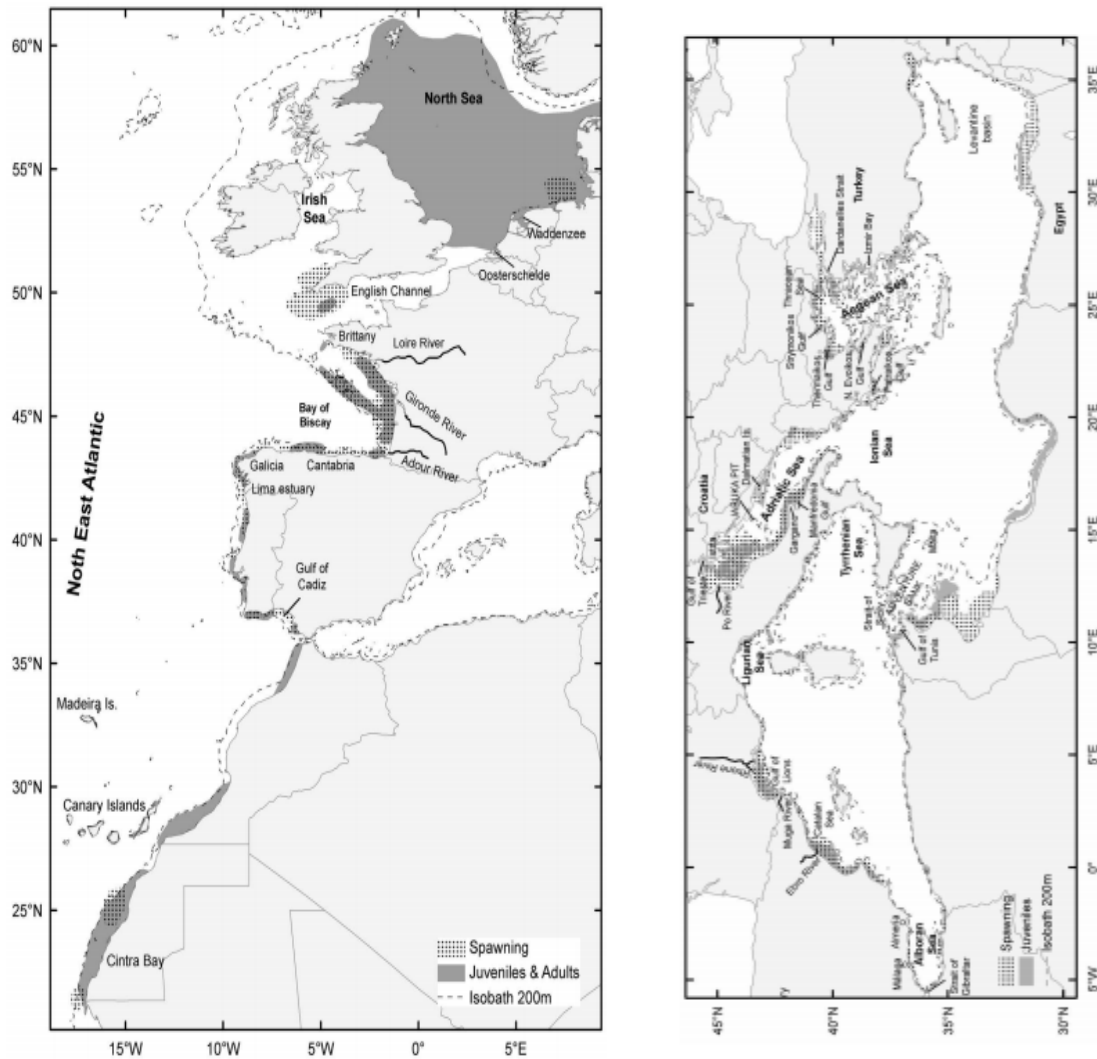


Figure I.3 : Localisation des frayères et nourriceries (en gris) (A) de la sardine européenne dans l'Atlantique NE et (B) de l'anchois européen en Méditerranée (Ganias, 2014).

Du fait de leur croissance rapide, maturité précoce, cycle de vie court de 3-4 ans (Somarakis et al., 2004b) et d'une alimentation planctonique (Plounevez et Champalbert, 2000; Tudela et Palomera, 1997), les performances individuelles et de la population sont très sensibles à la variabilité environnementale (Katara et al., 2011). De petits changements de température ou de la productivité primaire peuvent induire des différences de croissance importantes (Pethybridge et al., 2013). L'évolution des populations de sardines et d'anchois est donc dépendante de conditions hydro-planctoniques variables.

II.1. Exploitation de l'anchois européen (*Engraulis encrasicolus*)

L'anchois européen est la plus importante ressource parmi les petits pélagiques pêchés en Méditerranée (Lleonart et Maynou, 2002). La Turquie est le plus important pays

exploitant cette espèce avec une moyenne de 160 544 tonnes pour la période allant de 1950 à 2012, suivie par l'Espagne (48883 t), l'Italie (43062 t) et le Maroc (14563 t) (Figure I.4). L'anchois constitue également une des espèces pélagiques les plus débarquées par la Grèce (10 840 t), la France (7854 t) et l'Égypte (3530 t) (FAO, 2014). En mer Catalane, la pêche de l'anchois a été diminuée de 20 000 t à 5000 t entre 1990 et 2013.

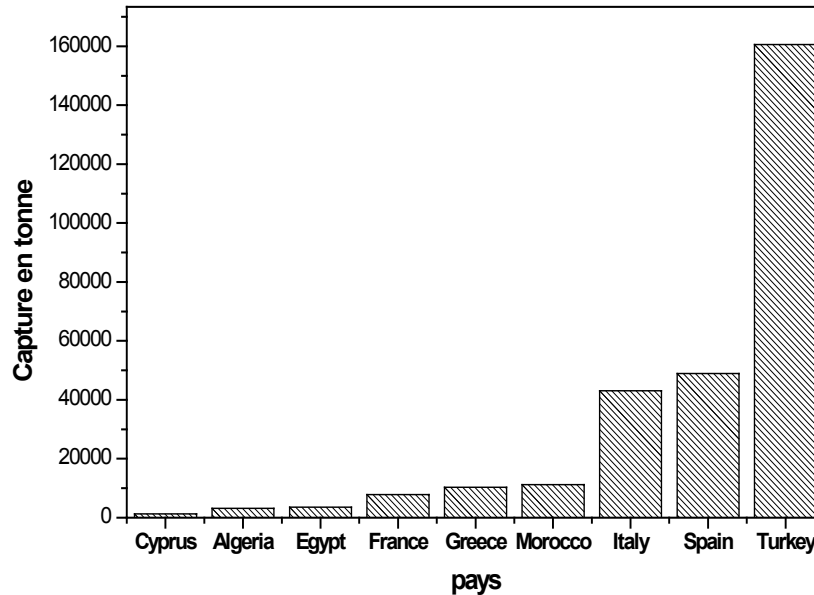


Figure I.4 : Débarquements de l'anchois européen (*Engraulis encrasicolus*) par quelques pays durant la période 1950 – 2012. Source : FAO, (Fishstat).

Les captures mondiales d'anchois européen sont passées de 163 000 tonnes en 1950 à 859 000 tonnes en 1988 (Figure I.5), avant de chuter rapidement à des niveaux de 384 000 tonnes en 1991 suite au déclin des captures de la flotte turque en mer Noire, déclin dû à une invasion de cténaires (espèce *Mnemiopsis*) (Vinogradov et al., 1989), introduites apparemment par les eaux ballasts de certains bateaux.

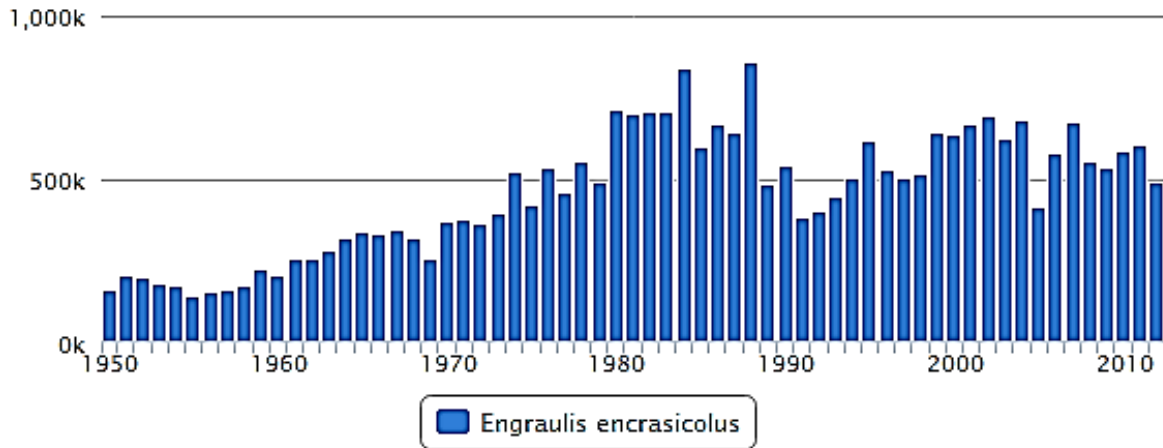


Figure I.5 : Production mondiale de capture (k = 1000 tonnes) pour l'anchois européen (*Engraulis encrasicolus*) entre les années 1950 et 2012. FAO, Fisheries and Aquaculture Department. <http://www.fao.org>.

II.2. Exploitation de la sardine européenne (*Sardina pilchardus*)

La sardine européenne est une espèce très exploitée le long de son aire de distribution. Elle présente aussi des fluctuations importantes d'abondance (Cendrero, 2002; CIEM, 2005; FAO, 2007). En atlantique NE, le Maroc est le plus important pays exploitant la sardine au monde avec une moyenne de 315 000 tonnes par an pour la période allant de 1950 à 2012 (Figure I.6), suivie par l'Espagne (145 000 t), le Portugal (90 000t) et l'Italie (34 700 t). La sardine constitue également une des espèces pélagiques importantes débarquées par l'Algérie (34 500 t) et la France (28 200 t) (FAO, 2014).

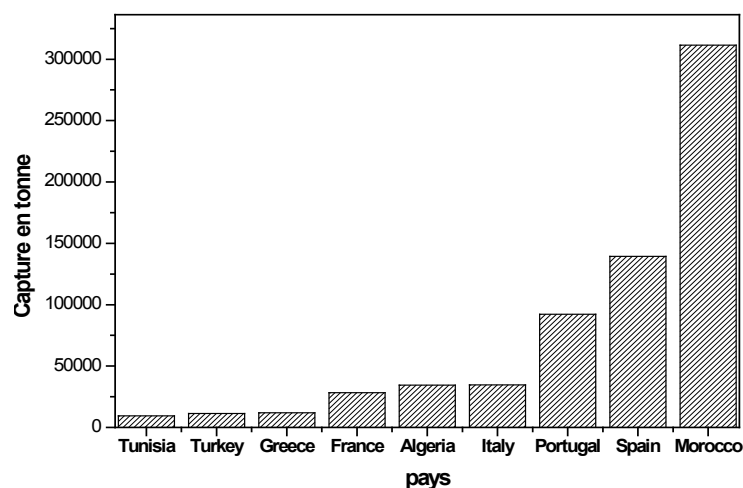


Figure I.6 : Débarquements de la sardine européenne (*Sardina pilchardus*) par quelques pays durant la période 1950 – 2012. (Source : FAO, Fishstat).

Les captures mondiales de sardines ont fortement augmenté entre 1950 et 1975 pour ensuite se stabiliser aux alentours de 1 million de tonnes (Figure I.7).

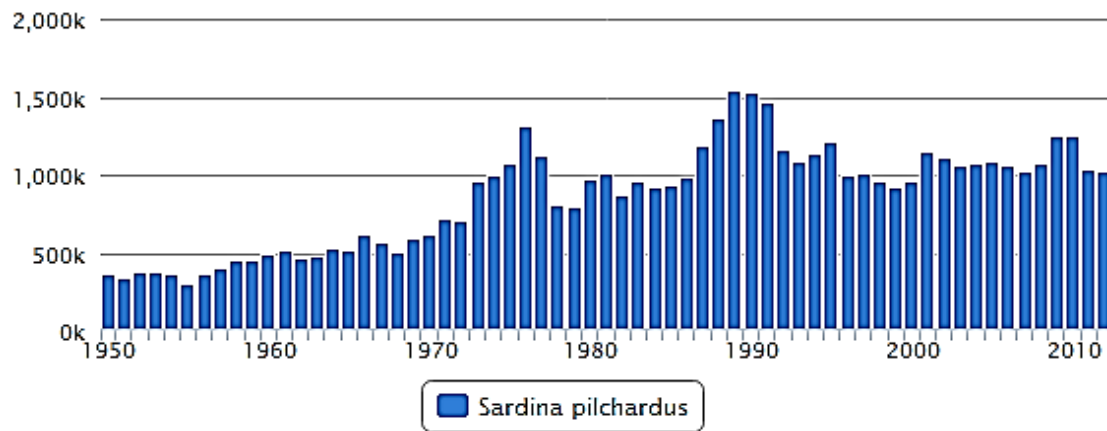


Figure I.7 : Production mondiale de captures (k = 1000 tonnes) pour la sardine européenne (*Sardina pilchardus*) entre les années 1950 et 2012. FAO, Fisheries and Aquaculture Department. <http://www.fao.org>.

Dans la dernière décennie, les captures de sardines européennes dans de nombreuses régions ont diminué, et les stocks ont été reconnus comme pleinement exploités, par exemple, en Méditerranée orientale (Antonakakis et al., 2011), Méditerranée occidentale- golfe du Lion et nord de l'Espagne (CIEM, 2013).

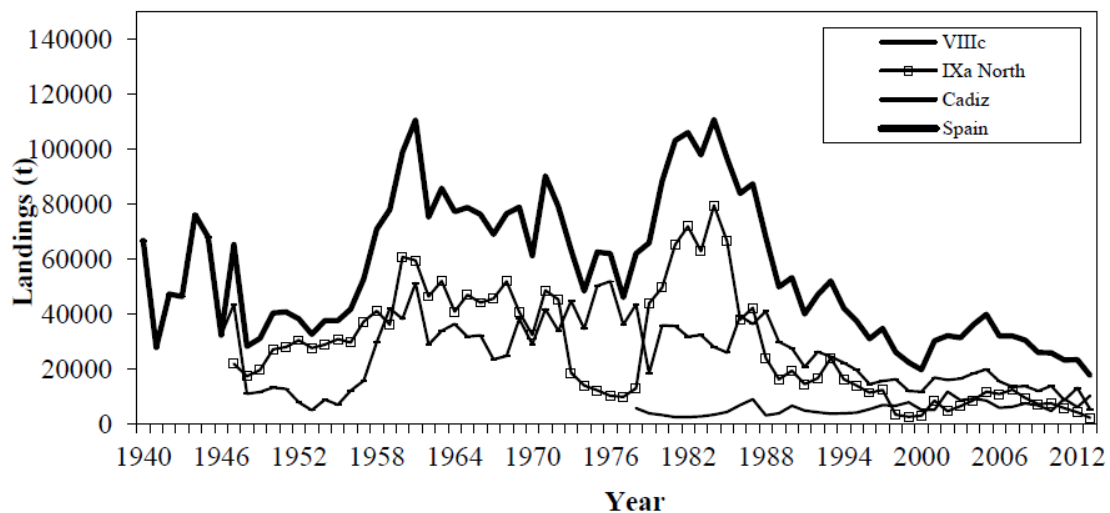


Figure I.8 : Évolution des captures de sardines européennes dans différentes régions en Atlantique Nord-est (CIEM, 2014).

III. Concepts de population et de stock

La préservation des ressources halieutiques suppose la nécessité d'assurer une exploitation durable de ces ressources et une viabilité à long terme du secteur. La préservation des ressources par l'ajustement de la capacité de pêche aux possibilités de prise est l'une des priorités de la politique commune de la pêche (PCP). Pour parvenir à une exploitation durable, les ressources halieutiques doivent être gérées selon le principe du niveau de rendement maximal durable (RMD) ou en anglais, Maximum Sustainable Yield (MSY) (CE, 2006). Pour qu'un stock soit exploité au rendement maximal durable, il faut ajuster l'effort de pêche et les modalités de captures au maximum de ce qu'il peut produire durablement.

Dans ces conditions, l'exploitation et la conservation des ressources marines nécessitent une bonne connaissance de la structure des populations et l'identification des stocks (Cadrin et al., 2013). Cela est important pour pouvoir estimer les paramètres clés de la dynamique des populations nécessaire aux modèles de gestion. En milieu marin, malgré l'absence de barrières géographiques à la dispersion, peu d'espèces forment des populations homogènes et isolées, et les populations de poissons sont souvent composées de stocks distincts. En effet, il est de plus en plus reconnu que de nombreuses populations de poissons marins, y compris chez les petits poissons pélagiques comme la sardine ou l'anchois, sont constituées de regroupements de plusieurs composantes géographiques (Bacha et al., 2014; Baibai et al., 2012). Ces groupes locaux et isolés de poissons peuvent avoir des caractéristiques démographiques, telles que la croissance, la mortalité et la reproduction, différentes et devraient par conséquent être gérés séparément. En effet, une condition essentielle pour une gestion et une conservation durable de la pêche est la mise en correspondance des processus biologiquement pertinents et des mesures de gestion (Reiss et al., 2009). La connaissance de la dynamique de chaque stock, importante pour une meilleure exploitation de la ressource, ne peut pas être réalisée si les stocks ne sont pas clairement circonscrits, c'est-à-dire leurs limites définies par rapport à d'autres stocks de la même espèce (Carvalho et Hauser, 1994). La tâche est loin d'être évidente, car le concept même de « stock » est variable, selon les préoccupations des gestionnaires et des biologistes.

III.1. Le concept de stock : un amalgame de définitions

Cette approche de la gestion des ressources halieutiques soulève la nécessité de définir les notions de population et surtout, la définition du stock qui fait l'objet de discussions et de débats parmi les scientifiques (Begg et al., 1998; Buonaccorsi et al., 1999; Mork et al., 1985; Murta, 2000). En effet, la définition de ces deux termes est importante aussi bien pour le biologiste et le généticien que pour l'halieute et le gestionnaire.

Pour le biologiste, une population est formée par définition d'individus de la même espèce vivant sur un territoire donné. Cette simple définition reste insuffisante en génétique des populations et en halieutique. Daget and Le Guen (1975) définissent une population halieutique comme un ensemble d'individus vivant dans un écosystème déterminé et possédant des caractères communs transmissibles par hérédité. Pour le généticien des populations, la population est un ensemble d'individus qui montrent une unité de reproduction: tous les individus d'une population ont la même probabilité de se croiser entre eux. Ceci sous-entend que les individus d'une population se croisent plus entre eux qu'avec des individus de populations voisines. La distinction de plusieurs populations chez une même espèce vient du fait que les individus ne sont pratiquement jamais répartis de manière homogène et aléatoire dans le milieu. La structuration spatio-temporelle des individus d'une espèce dérive en partie de l'action de la structuration du milieu (milieux favorables ou non, barrières environnementales), mais aussi de facteurs intrinsèques à l'espèce (comportements sociaux notamment). C'est pourquoi la délimitation des populations varie d'une espèce à l'autre.

Il n'existe pas de définition universelle de la notion de stock. En fait, il y a un large éventail de définitions du stock, selon qui le définit et dans quel but (Begg et al., 1999). Pour l'halieute, un stock est la partie exploitable d'une population de poissons, telle que la déterminent les biologistes marins. Un stock est composé de poissons adultes de plusieurs cohortes, c'est-à-dire des poissons de la même classe d'âge. Les plus jeunes dans un stock sont les recrues qui viennent de se reproduire. Un stock évolue en fonction du nombre de recrues qui y entrent et de la mortalité naturelle et du prélèvement fait par la pêche (Laurec et Le Guen, 1981). Souvent, les stocks sont définis par les gestionnaires comme un groupe de poissons exploité dans une zone spécifique ou par une méthode de pêche spécifique (Smith et al., 1990).

La définition du stock est encore plus compliquée lorsqu'il s'agit de prendre en considération des facteurs politiques et socio-économiques. Traditionnellement, les organismes d'évaluation et de gestion des ressources halieutiques, tels que le Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM) et la Commission Générale des Pêches pour la Méditerranée (CGPM), ont délimité des unités de stock basées sur des aspects géo-économiques ou politiques liées à la collecte des données de pêche plutôt que sur l'intégrité de la population (Reiss et al., 2009). La partition des ressources halieutiques en stocks, utiles à la gestion des pêcheries, ne correspond pas nécessairement à une réalité biologique. Ainsi, les anchois de la mer Adriatique, qui étaient gérés jusqu'à il y a peu comme un seul stock, ont été reconnus comme issus de deux populations distinctes (Traina et al., 2011).

La définition du stock la plus couramment retenue est celle donnée par Ihssen et al. (1981): un stock est un groupe d'individus de la même espèce qui se reproduisent aléatoirement et dont l'intégrité spatio-temporelle est maintenue. Le plus souvent, un stock est considéré comme équivalant à une population, du fait de son isolement reproductif et génétique. On parle alors de « stock génétique ». De ce fait, l'utilisation des termes « stock » et « population » est souvent confuse et confondue dans la littérature. Le concept de « stock génétique » a été popularisé par le développement de nombreuses méthodes d'analyse moléculaires qui permettent d'identifier des unités de population isolées en terme de reproduction (Carvalho et al., 1994; Ward, 2000).

Bien que les termes stock et population soient des synonymes, la notion de population est liée à des considérations biologiques alors que la notion de stock est, associée à l'exploitation. La population est une unité génétique, le stock est une unité de gestion. Dans la pratique, il n'est pas facile d'identifier les stocks parce que la délimitation des populations voisines soulève de nombreuses difficultés, en particulier dans la mer où il n'y a pas de barrières géographiques claires et où les flux de gènes sont importants.

Dans l'ensemble, les marqueurs génétiques indiquent que les populations marines tendent à être faiblement différenciées. Cette tendance s'explique généralement par l'effet combiné d'une grande taille efficace des populations et de l'absence de barrières à la migration et au flux génique (Ward, 2000). Même en utilisant les techniques de génétique les plus sensibles (par exemple, les marqueurs moléculaires), les études génétiques seules ne peuvent suffire à discriminer les stocks présentant un petit degré d'isolement (Hauser et Ward, 1998).

Dans ces conditions, les modèles théoriques suggèrent que, en absence de sélection, quelques migrants par génération suffiraient à homogénéiser les fréquences alléliques entre deux populations. L'échange de ces quelques migrants a des conséquences importantes pour le maintien de la diversité génétique, mais ne permet pas pour autant de considérer ces deux populations comme biologiquement homogènes et interdépendantes en terme de recrutement (Waples, 1998). Aussi, relativement peu d'échanges entre les stocks, négligeables du point de vue de la gestion des ressources, peuvent être suffisants pour assurer l'homogénéité génétique. C'est pourquoi dans la définition moderne d'un stock, il est hautement souhaitable d'intégrer des composants à la fois génotypiques et phénotypiques (Cadrin et al., 2013). Heincke (1898) peut être crédité de la première utilisation moderne du concept de « stock phénotypique » pour désigner des groupes isolés de hareng, *Clupea harengus*, tel que défini à l'aide de caractères phénotypiques.

Bien que les différences phénotypiques ne fournissent pas de preuves directes de l'isolement génétique entre les stocks, ils peuvent indiquer la séparation prolongée des poissons dans les différents habitats de l'environnement (Begg et Waldman, 1999). Ces stocks locaux et isolés de poissons peuvent présenter des caractéristiques démographiques différentes justifiant une évaluation et gestion distinctes. Selon (Gauldie et Crampton, 2002) ces stocks représentent différents "stocks exploités" où "harvest stock", dans lesquels la pression de pêche sur un stock n'a pas d'effet sur l'abondance des poissons dans le stock contigu. Ainsi, il peut y avoir des stocks de poissons qui ne sont pas génétiquement différenciés, mais qui réagissent de façon indépendante à l'exploitation.

III.2. Méthodes d'identification des stocks

Plusieurs méthodes ont été utilisées avec plus ou moins de succès pour identifier les stocks de poisson. Ces méthodes peuvent être groupées en trois catégories (Cadrin et al., 2013) : i) les méthodes basées sur les marques naturelles comme la morphologie du corps, la morphologie des otolithes ou leur composition chimique, les caractères méristiques, les parasites et les caractères génétiques, ii) les méthodes basées sur les traits du cycle de vie du poisson comme la reproduction, la mortalité, la croissance et la distribution, et iii) les méthodes basées sur l'application de marques comme le marquage-recapture « tagging » ou le marquage thermique des otolithes.

Les caractères morphométriques

Cette méthode se base sur l'observation de critères morphométriques tels que la forme du corps (aplatissement, allongement), l'emplacement des nageoires, le diamètre de l'œil, la position de l'orifice anal, la taille céphalique, etc. Un des problèmes de base avec les caractères morphométriques est leur dépendance de la taille des individus (Rohlf et Bookstein, 1987). En effet, les différences de taille ont tendance à masquer les différences morphométriques plus subtiles. De plus, des variations de taille peuvent être assorties de variations de forme. Ce phénomène est appelé allométrie. Pour ces deux raisons, la taille doit être soustraite des données morphométriques tout en évaluant son influence sur la forme.

Dans les années 1990, le développement de la théorie des formes et de nouvelles procédures numériques a mené à l'émergence de la morphométrie géométrique, une discipline qui est depuis en constante évolution (Adams et al., 2004; Marcus et al., 1996). La grande innovation de cette approche est de définir et de comparer les formes à l'aide de points de repère représentant des caractéristiques anatomiques homologues entre les individus.

Les caractères méristiques

Les caractères méristiques sont ceux qui peuvent être comptés tels que les vertèbres, les rayons des nageoires, les écailles, les branchio-spines. L'utilisation des caractères méristiques pour l'identification des stocks de poissons est l'une des méthodes les plus anciennes. C'est une méthode simple et peu coûteuse pour l'identification des stocks.

Les caractères méristiques sont influencés par une grande variété de facteurs environnementaux comme la température, la salinité, la lumière et l'oxygène dissous. Les caractères méristiques notamment, le nombre de vertèbres et le nombre des rayons des nageoires, sont généralement fixés au début de l'ontogenèse et restent stables tout le long de la vie des poissons. Ils reflètent l'effet de l'environnement sur la période de développement larvaire (Walsworth et al., 2014). Malgré les fortes influences de l'environnement sur les caractères méristiques, il semble y avoir une influence de la composante génétique sur la variation méristique au sein des populations.

Analyse de la forme et de la composition chimique des otolithes

Parmi les nombreuses applications des otolithes, l'analyse de la forme et de la composition chimique des otolithes sont utilisées avec succès pour l'identification des stocks de poissons. Les otolithes sont particulièrement adéquats pour ce genre d'études, car ils présentent deux propriétés fondamentales (Panfili et al., 2002): ils sont métaboliquement inertes et ils grandissent de façon continue depuis la naissance et durant tout le cycle de vie en intégrant les variations de la croissance. Les nombreux travaux réalisés ces dernières années montrent de bonnes performances de discrimination de groupes de poissons.

La forme des otolithes est spécifique à l'espèce, mais présente aussi des variations intra-spécifiques (Lombarte et Castellón, 1991). En raison des effets combinés de la génétique et de l'environnement, les poissons d'une même espèce avec des histoires de vie différente montrent souvent des variations dans la morphologie des otolithes (Vignon et Morat, 2010). Cela a conduit à l'élaboration de l'analyse de la forme des otolithes comme un outil pour l'identification des stocks (Campana et Casselman, 1993). L'analyse de la forme des otolithes est aujourd'hui largement utilisée pour l'identification des stocks (Keating et al., 2014; Sadighzadeh et al., 2014; Vieira et al., 2014; Watkinson et Gillis, 2005).

Par ailleurs, les otolithes sont susceptibles d'incorporer un certain nombre d'éléments chimiques issus du milieu ambiant et constituent de ce fait de véritables traceurs biologiques des individus et des populations (Campana, 1999; Campana et Thorrold, 2001). La discrimination des stocks se fonde sur les différences observées dans les « empreintes » élémentaires pouvant être induites par la physiologie ou l'environnement chez les poissons qui évoluent dans des milieux différents pendant une partie au moins de leur existence. Cette incorporation est théoriquement complexe puisque les éléments chimiques doivent franchir trois principales barrières physiologiques (la branchie pour le milieu extérieur, le vaisseau sanguin pour le plasma et l'otosac pour l'endolymphe, liquide dans lequel baigne l'otolithe en permanence) (Panfili et al., 2002). Aussi, les résultats de l'analyse de la microchimie de l'otolithe sont souvent difficiles à interpréter en raison des effets combinés des influences de la physiologie, de l'ontogénie et de l'environnement sur l'incorporation d'oligo-éléments. Cette approche a le potentiel de discrimination entre les stocks où les variations de l'environnement sont prononcées (Barnes et al., 2013)

La génétique

Les divergences génétiques entre les groupes intra spécifiques dépendent du niveau de flux de gènes entre les groupes, de la dérive génétique et de la sélection (Endler, 1986). Ils dépendent également du degré d'isolement à savoir, des échanges de reproduction entre les stocks. De nombreuses études faisant appel à l'électrophorèse des allozymes ont été entreprises aux fins d'identification ou de délimitation des stocks, tandis que des études plus récentes font appel aux marqueurs directs de l'ADN. Les microsatellites sont de plus en plus utilisés pour étudier la structuration des populations, et tout particulièrement pour l'étude des populations à faibles structures génétiques comme les poissons (Borrell et al., 2012; Zarraonaindia et al., 2012).

Les méthodes génétiques sont un outil puissant dans la gestion des pêches en permettant l'identification de populations génétiquement différenciées dénommées «stocks génétiques» (Ovenden, 1990). Toutefois, la plupart des études génétiques ont montré une faible différenciation génétique entre les stocks de poissons marins, particulièrement chez les espèces pélagiques, parce que de faibles niveaux de flux de gènes entre les stocks, négligeable du point de vue de la gestion des ressources, peuvent être suffisants pour assurer l'homogénéité génétique (Begg et al., 1999; Kasapidis, 2014; Waples, 1998).

Les marqueurs génétiques moléculaires et les caractères phénotypiques quantitatifs comme les caractères morphométriques présentent chacun des avantages et des inconvénients pour l'identification des stocks de poissons. Le principal avantage des méthodes génétiques est qu'elles sont une indication sans équivoque de la différenciation génétique entre les groupes. Le principal inconvénient de caractères phénotypiques, c'est qu'ils sont soumis à la fois à l'influence de l'environnement et de la génétique.

Les parasites

Les parasites peuvent également différencier les stocks poissons. Les plus anciennes études de l'utilisation de parasites comme méthode de différenciation des populations en milieu aquatique sont ceux de (Dogiel et Bychovsky, 1939; Herrington et al., 1939). La composition des espèces et l'abondance des parasites peuvent différer entre les stocks de poissons en raison de la biogéographie, des différences de la disponibilité des hôtes intermédiaires, et des différentes histoires de vie des stocks de poissons. Chaque parasite possède un cycle de vie propre et exige certaines conditions environnementales qui peuvent être typiques à une zone particulière.

La variation totale du nombre d'espèces de parasites (diversité), le pourcentage de poissons infectés (prévalence), le nombre de parasites par hôte (abondance), et le nombre de parasites par poissons infectés (intensité) ont été utilisés pour la discrimination entre les stocks de poissons (MacKenzie et al., 2002).

Pour qu'un parasite soit un bon marqueur de stocks, il doit présenter les caractéristiques suivantes (Baldwin et al., 2012; Mackenzie et Hemmingsen, 2014). Il doit persister chez le sujet hôte pendant une longue période de temps. Sa transmission doit être directe (entre deux individus) et il ne doit être présent que dans une seule zone. Le parasite doit être facile à identifier et à retrouver dans le poisson. Les parasites avec un cycle de vie ayant un hôte unique, comme les trématodes monogéniques et la plupart des crustacés parasites, sont les plus simples à utiliser.

Paramètres de cycle de vie

Les paramètres de cycle de vie comprenant, la croissance, la reproduction et la mortalité sont représentatifs d'un stock et peuvent être utilisés dans la différenciation des stocks (McBride, 2014). Ce sont les expressions phénotypiques de l'interaction entre le génotype et l'environnement. Ces paramètres montrent que les populations de poissons sont isolées géographiquement et d'une manière reproductive formant ainsi des unités de gestion indépendantes (Cadrin et al., 2005).

Le marquage-recapture

Le marquage-recapture consiste à observer, directement, les individus dans leur milieu. Le principe de cette méthode consiste à marquer les poissons sur un site donné et de les recapter après un certain laps de temps. À partir de cette méthode, il est aussi possible d'estimer les voies et les distances de migration en fonction des sites où les poissons sont recapturés et de vérifier les mélanges éventuels entre stocks (De Pontual et al., 2003; MacKenzie et al., 2012). Le marquage peut prendre différentes formes: marquages externe et/ou interne, mutilations de nageoires, marquage chimique (utilisations de colorants), marques acoustiques. Cette méthode est peu utilisée, car, en plus d'être coûteuse, elle est techniquement difficile à mettre en place. Le faible taux de recapture, voisin de 5% en moyenne mais souvent bien inférieur, obligeant les chercheurs à des expérimentations à grande échelle souvent coûteuses pour des chances de réussites difficilement prévisibles.

IV. Structuration des populations et des stocks de sardine et d'anchois

Différentes études ont été réalisées pour étudier la structuration des populations ou l'identification des stocks de sardines et d'anchois. Ces études sont basées principalement soit sur des méthodes méristiques, morphologiques et génétiques ou alors sur la combinaison de ces méthodes.

IV.I. Structuration des populations de sardines européennes

IV.1.1 Structuration basée sur les caractères méristiques et morphologiques

La première étude faite par Fage (1920b), basée sur le nombre des vertèbres, a mis en évidence quatre stocks de sardines dans l'Atlantique NE (Parrish et al., 1989):

- Le stock Atlantique septentrional, distribué de la mer du Nord (57°) à la côte Cantabrique de l'Espagne (43° N).
- Le stock Atlantique méridional ou Ibérique, distribué le long des côtes espagnoles et portugaises (de 43°N à 36°N).
- Le stock marocain distribué du Cap Spartel (36°N) au Cap Juby (28°N),
- Le stock saharien distribué du Cap Juby à la baie du levrier (21°N).

Parrish et al. (1989) ont identifié deux sous-espèces de sardines basées sur les critères morphologiques (comme la longueur de la tête) ou méristiques (le nombre de branchio-spines); l'une *Sardina pilchardus pilchardus* trouvée entre la mer Celtique et le détroit de

Gibraltar et l'autre *Sardina pilchardus sardina* qui est présente en Méditerranée et le long de la côte ouest africaine jusqu'à la Mauritanie. Silva (2003) montre par une étude morphométrique (mensuration et forme du corps du poisson) que les sardines du golf de Cadix (sud du Portugal) et du nord-ouest du Maroc sont distinctes de celles du nord de l'Atlantique et la Méditerranée. Baibai et al. (2012) montrent des différences au niveau des caractères morphologiques (morphométrie géométrique : 13 mensurations appliquées au corps des poissons) entre les populations du nord et du sud du Maroc. Le stock méditerranéen du détroit de Gibraltar à l'Adriatique a été identifié aussi avec des critères morphologiques et méristiques (Lee, 1962; Moura et Dos Santos, 1987).

IV.1.2 Structuration génétique des populations de sardines

De nombreuses études génétiques ont été réalisées pour étudier la structuration à petite ou grande échelle des populations de sardines. Les résultats de ces études sont parfois contradictoires et ne correspondent pas nécessairement avec les résultats obtenus par les méthodes méristiques et morphologiques précédemment exposées. Carvalho et al. (1994) par l'étude de l'ADN mitochondrial montrent une homogénéité entre des échantillons de sardines provenant de l'Adriatique, de la mer Ionienne, du détroit de Sicile et de la mer Tyrrhénienne. Ces résultats montrent un flux de gènes très élevé dans le bassin méridional de la Méditerranée. L'analyse des échantillons provenant de la mer Noire, de la mer de Marmara, de la mer Égée et du Nord-Est de la Méditerranéenne, montre un mélange génétique entre les populations de sardines (Sarmasik et al., 2008). Ramon et Castro (1997), par l'analyse des marqueurs allozymiques et Tinti et al. (2002) par l'analyse de la divergence des séquences de cytochrome b (ADN mitochondrial), montrent que les échantillons prélevés en mer d'Alboran semblent se distinguer du reste de la Méditerranée et se rapprochent de ceux de l'Atlantique (Borsa et al., 1997b). Ainsi, le front d'Almería-Oran constituerait une barrière pour la sardine en Méditerranée.

L'étude de marqueurs moléculaires différents, tels que les allozymes (Chlaida et al., 2006; Chlaida et al., 2009; Laurent et al., 2006; Spanakis et al., 1989), l'ADN mitochondrial (Atarhouch et al., 2006; Tinti et al., 2002) et des microsatellites (Gonzalez et Zardoya, 2007) suggère une très faible structuration génétique de la sardine, à l'exception de l'enzyme SOD* et du locus SP22 qui pourraient être soumis à la sélection et présentent une différenciation géographique (Chlaida et al., 2006; Kasapidis et al., 2013; Laurent et al., 2007). Tout le long de la côte marocaine, Chlaida et al. (2006) en utilisant la SOD ont montré trois groupes de

sardines ; un groupe du golfe de Cadix jusqu'au nord du Maroc (32°N), un deuxième groupe de 32°N jusqu'à 28°N et un groupe au sud de 28°N (Figure I.9). Laurent et al. (2007) par une étude génétique en utilisant les allozymes montrent une structuration significative entre les populations du nord du Maroc et celles de Madère et des Açores. En utilisant les microsatellites, Kasapidis et al. (2011) montrent un changement latitudinal de la fréquence allélique avec un changement brusque entre la mer d'Alboran et l'ouest de la Méditerranée d'une part et entre les côtes Atlantiques et la région de Madère d'autre part.

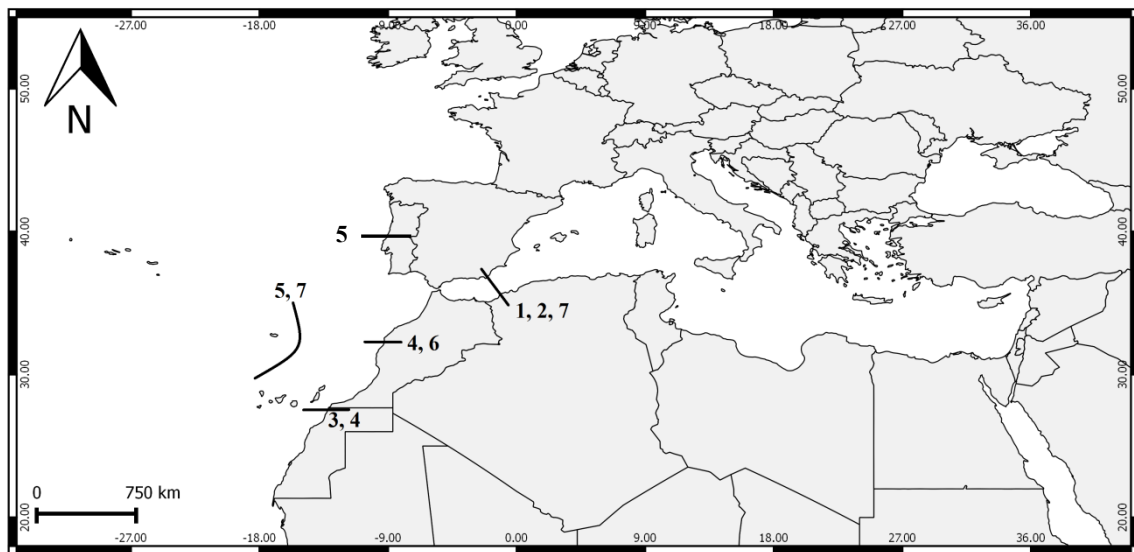


Figure I.9 : Carte qui représente la structuration génétique de la sardine européenne (*Sardina pilchardus*) en Méditerranée et en Atlantique NE. Les lignes noires représentent les barrières au flux des gènes entre différentes populations de sardines. Sources : 1 : Ramon et Castro (1997), 2 : (Tinti et al., 2002), 3, 4 : Chlaida et al. (2006), 5 : Laurent et al. (2007), 6 : Chlaida et al. (2008), 7 : Kasapidis et al. (2011).

IV.2. Structuration génétique et morphométrique des populations d'anchois européens

En raison de son importance économique, l'anchois européen a fait l'objet, depuis le début du siècle dernier, de plusieurs études morphologiques, méristiques et génétiques pour évaluer la structure de ses populations et leur histoire phylogéographique. Cette structure est plus complexe que la structuration de la sardine (Ganias, 2014).

Les résultats des premiers travaux de (Fage, 1920a) basés sur la détermination de la moyenne vertébrale ont identifié deux races principales, l'une Atlantique et l'autre Méditerranéenne. L'apparition des techniques de génétique moléculaire ces dernières

décennies a révélé que la variabilité phénotypique est particulièrement élevée chez les poissons, et qu'elle n'est pas nécessairement associée à la grande variabilité génétique (Ihssen et al., 1981). Les premières études des allozymes de l'anchois européen Bembo et al. (1996a) ont trouvé une faible différenciation entre 13 échantillons allant de la mer Égée au golfe de Gascogne, avec une différence plus marquée de ce dernier échantillon par rapport à ceux de la Méditerranée. Aune échelle géographique plus réduite, Tudela et al. (1999) ont étudié des échantillons du golfe du Lion réparti de la côte Ligure jusqu'à la mer Catalane et ne trouvent aucune différenciation génétique, bien que ces mêmes auteurs aient observé des différenciations au niveau méristique et morphologique (Tudela, 1999). Plus récemment, Magoulas et al. (2006) montrent la présence de trois stocks avec un échange de gènes réduit dans la méditerranée ; stock nord-ouest de la méditerranée (golfe du Lion et mer Catalane), stock de la mer Adriatique et stock du nord de la mer Égée. Grâce à l'ADN mitochondrial, Magoulas et al. (1996) ont identifié deux clades mitochondriaux (clades A et B) qui coexistent dans des proportions variables dans toutes les populations atlantiques et méditerranéennes (Figure I.10). Ces auteurs, ainsi que Grant et al. (2005) ont proposé que l'actuelle coexistence des deux clades est le résultat d'un contact secondaire plus ou moins récent entre espèces précédemment isolées. Plus récemment, il a été émis l'hypothèse que le clade A pourrait avoir pour origine la côte ouest-africaine, où il était peut-être limité pendant les périodes glaciaires, et se serait par la suite étendu à la côte ouest du Portugal et dans la Méditerranée et la mer Noire (Magoulas et al., 2006). En étudiant la structure géographique des populations d'anchois atlantiques et méditerranéens, Bouchenak-Khelladi et al. (2008) concluent que des petites différences génétiques sont évidentes entre les populations d'anchois des différents sous-bassins de la Méditerranée et constatent que ces différences génétiques sont plus fortes entre la mer Noire et les mers Ionienne et Égée. Zarraonaindia et al. (2012) ont proposé l'existence de deux groupes d'anchois par l'utilisation de locus microsatellites, de SNPs, et d'ADN mitochondrial; l'un qui serait associé avec les zones d'upwellings des plateaux continentaux étroits et comprendrait l'Atlantique ibérique et un deuxième groupe qui serait associé aux plateaux continentaux plus larges, qui comprendrait l'Atlantique nord-est (y compris la mer du Nord et le golfe de Gascogne) et la Méditerranée. Par ailleurs, Borrell et al. (2012), par l'analyse de l'ADN mitochondrial et de 14 locus microsatellites ont identifié autour de la péninsule Ibérique trois groupes d'anchois: un groupe méditerranéen, un groupe du golfe de Gascogne et un troisième à l'ouest de la mer Cantabrique. Dernièrement, il a été montré qu'il n'existait pas qu'une seule espèce d'anchois en Atlantique NE mais deux espèces. Borsa et al. (2004) puis Oueslati et al. (2014) et

Karahan et al. (2014) confirment l'existence de deux espèces biologiquement distinctes nommément *Engraulis albidus* (vivant dans les lagunes, les estuaires et les eaux très côtières) et *Engraulis encrasicolus* (vivant au large).

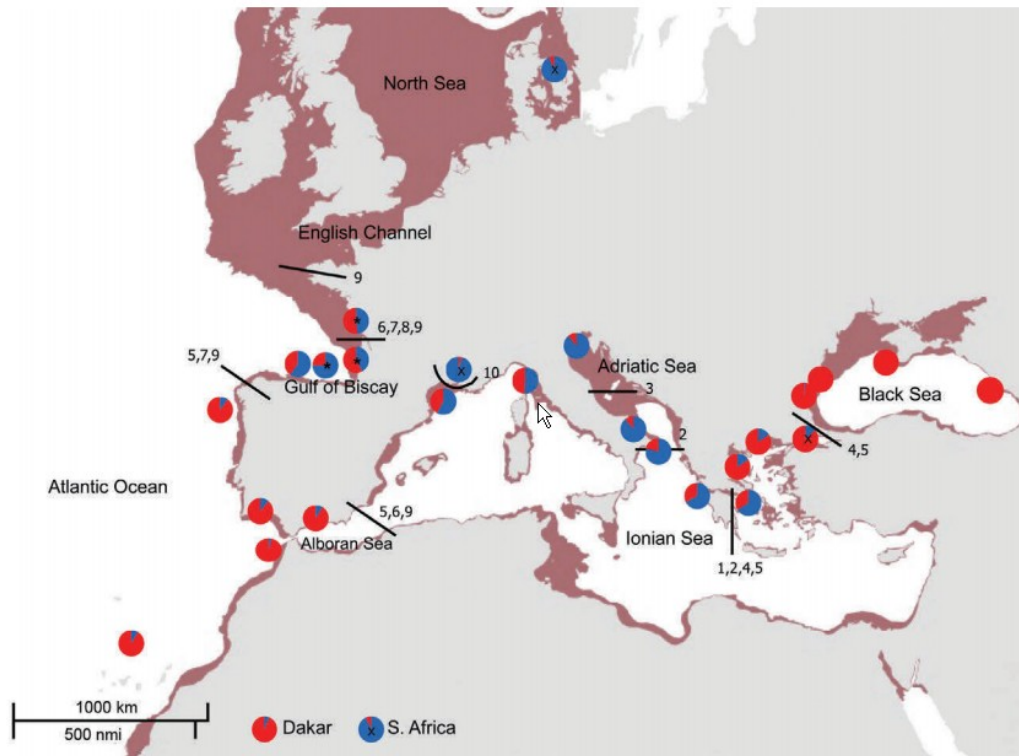


Figure I.10 : Carte de distribution de l'anchois (gris foncé), avec une structuration selon la fréquence du clade mtDNA (A : en rouge et B : en bleu). Sources, Magoulas et al. (2006), Borrell et al. (2012) et Ganas (2014). Les lignes noires représentent les barrières au flux des gènes (1 : Spanakis et al. (1989), 2 : Bembo et al. (1995), 3 : Bembo et al. (1996b), 4 : Magoulas et al. (1996), 5 : Magoulas et al. (2006), 6 : (Sanz et al., 2008), 7 : Zarraonaindia et al. (2009), 8 : Borrell et al. (2012), 9 : Zarraonaindia et al. (2012), 10 : Borsa et al. (2004).

V. Gestion des populations d'anchois européen et de la sardine européenne

Les petits pélagiques comme l'anchois et la sardine sont très ciblés par la pêche dans leurs aires de distribution (FAO, 2013). La gestion des populations de ces deux espèces se fait séparément, même s'ils sont pêchés parfois ensemble (Ganas, 2014).

En Méditerranée, la gestion de l'anchois et de la sardine se fait par la Commission Générale des Pêches pour la Méditerranée (CGPM) qui a divisé la zone de la Méditerranée en 30 divisions (GSA, geographical sub-areas). Ces divisions sont basées davantage sur des considérations politiques et géographiques que sur une réalité biologique (CGPM, 2013). Actuellement, l'évaluation et la gestion de l'anchois et de la sardine ne se font que dans

quelques divisions (01, 03, 06, 07, 16, e t 17, 18, 29 et 30) (CGPM, 2014a) (Figure I.11 et Tableau I.11). D'une manière générale, la gestion des petits pélagiques en Méditerranée se limite aux mesures techniques relatives à la réglementation de l'effort et des engins de pêche qui ne respectent pas l'état des stocks (Checkley et al., 2009).

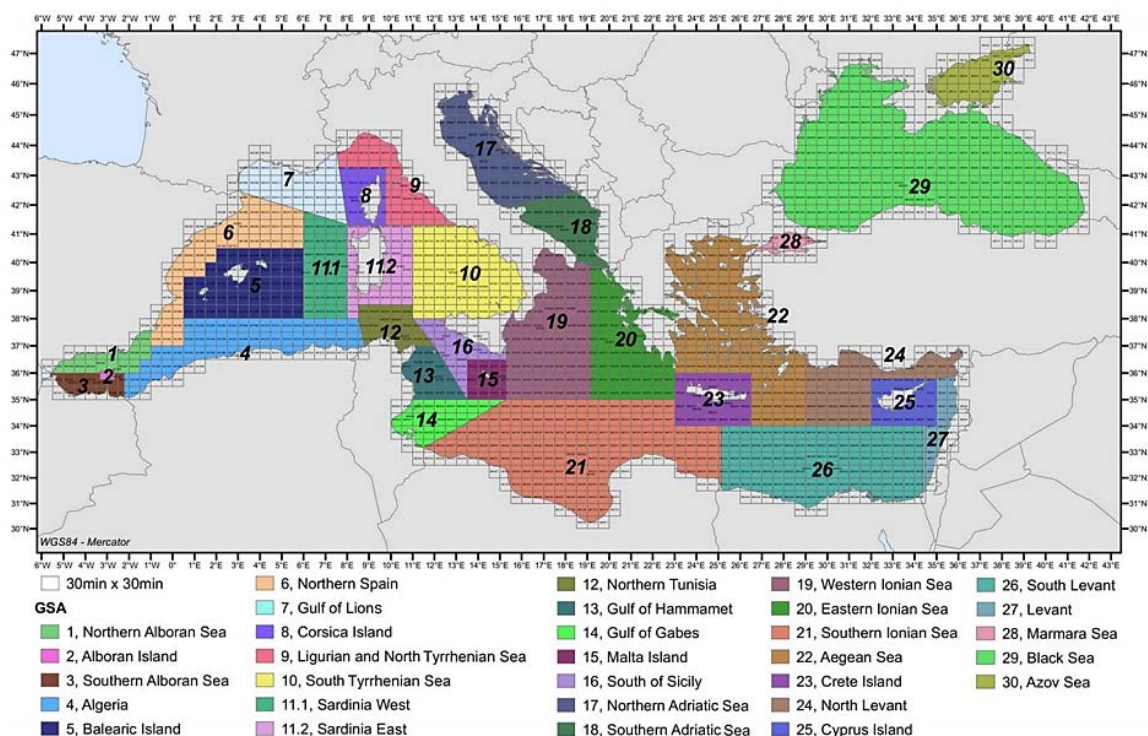


Figure I.11 : Carte qui représente les différentes divisions de la mer Méditerranée définie par la Commission Générale des Pêches pour la Méditerranée (CGPM), (CGPM, 2013).

Dans les eaux Atlantiques européennes, l'anchois et la sardine sont exploités par l'Espagne et la France et malgré des évidences d'hétérogénéité au sein des populations du golfe de Gascogne, un seul stock est considéré comme unité de gestion (CIEM, 2006). L'anchois est une ressource halieutique importante du golfe de Gascogne. Jusqu'en 1985, l'anchois était pêché par les senneurs espagnols et français au printemps, pendant la saison de reproduction.

Le stock d'anchois est géré par TAC (totaux admissibles de captures). Les chalutiers pélagiques français ne sont pas autorisés à pêcher l'anchois en avril-mai. Pour l'anchois, un plan de gestion est en cours d'élaboration et le CIEM donne un avis annuel sur l'état du stock (Petitgas et al., 2012). Pour la sardine, les limites nord du stock ont été redéfinies en fonction d'observations biologiques et de contraintes administratives. Cette nouvelle délimitation a

donné le stock Atlanto-ibérique qui se répartit depuis le golfe de Gascogne jusqu'au détroit de Gibraltar (ICES, 2009).

Tableau I. 1 : Tableau qui représente l'état des stocks de la sardine européenne (S) et de l'anchois européen (E) dans les principales divisions de gestion (GSA) en Méditerranée (CGPM, 2014a, b).

GSA	Zone	Espèce	Statut
1	Nord de la mer Alboran	<i>S</i>	Durablement exploité
		<i>E</i>	-
3	Sud de la mer Alboran	<i>S</i>	-
6	Nord de l'Espagne	<i>S</i>	Surexploités et durant la surexploitation
		<i>E</i>	Durablement exploité
7	Golfe du Lion	<i>S</i>	Stable
		<i>E</i>	Surexploité
16	Sud de la Sicile	<i>S</i>	Surexploités et durant la surexploitation
		<i>E</i>	surexploité
17	Nord du l'Adriatique	<i>S</i>	maximum surexploité
		<i>E</i>	Surexploités et durant la surexploitation
18	Sud de l'Adriatique	<i>E</i>	-
19	Mer Noir	<i>E</i>	Exploitation modérée
30	Mer Azov	<i>E</i>	Exploitation modérée

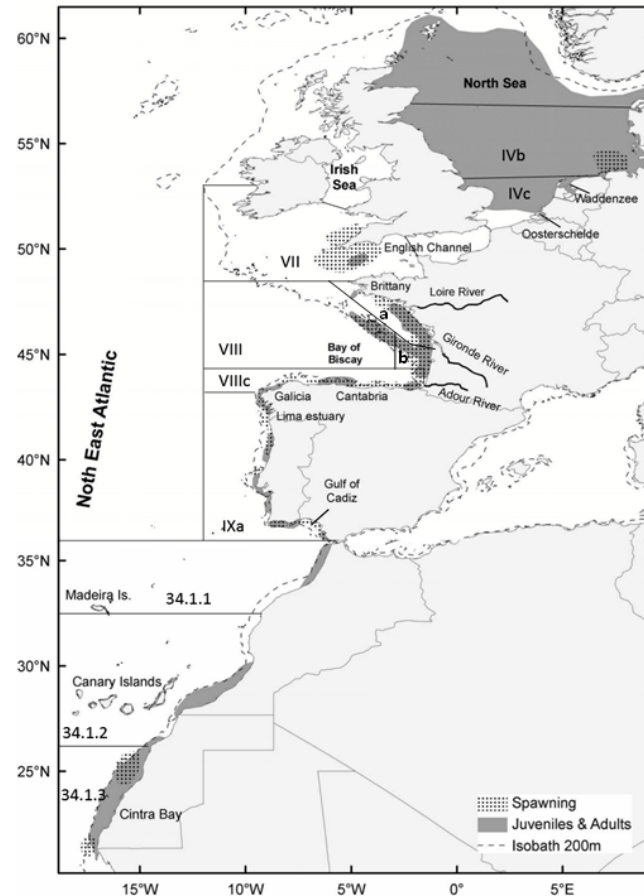


Figure I.12 : Carte qui représente les divisions de pêche dans l'Est de l'Atlantique selon ICES et FAO (2014).

En atlantique NE, les plus fortes biomasses et captures de sardines se font sur la côte ouest-africaine, le long des côtes marocaines (captures d'environ 600000 t/an de sardines). La sardine est exploitée dans la région nord-ouest africaine par des flottilles nationales et des flottilles étrangères qui opèrent dans le cadre des accords de pêche ou dans le cadre d'affrètements. Le groupe de travail sur les petits pélagiques de la FAO (FAO, 2012) distingue trois stocks de sardines le long des côtes ouest-africaines : le stock nord (zone nord: 35°45' - 32°N), le stock central (zone A+B: 32°N - 26°N) et le stock sud (zone C: 26°N - l'extension sud de la distribution de l'espèce) (Figure I.13). Ces trois stocks de sardines ont été identifiés en se basant sur la biologie de l'espèce et la concentration spatio-temporelle de l'activité de la pêche (FAO, 1985). Ces stocks correspondent aux trois aires de reproduction identifiées: une petite population au nord de Casablanca (division 34.1.1), une population qui se reproduit au sud de la division 34.1.2 et qui alimente en été la pêcherie au nord de la division 34.1.2, et une population dans la division 34.1.3.

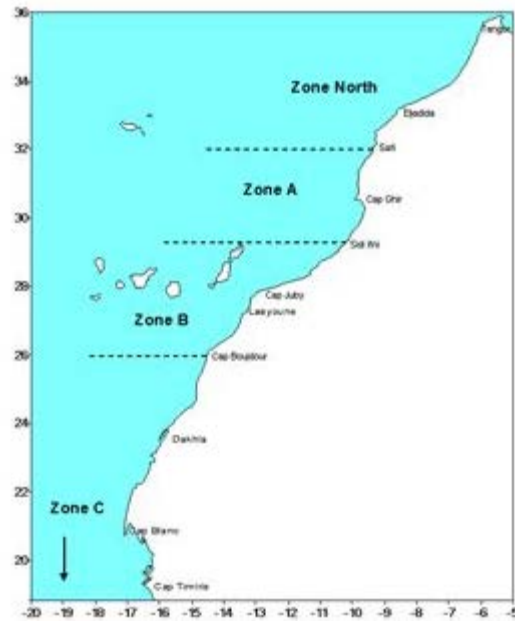


Figure I.13 : Délimitation des trois stocks de sardines le long des côtes ouest-africaines retenues par la FAO (FAO, 2012).

En ce qui concerne l'anchois la région nord-ouest africaine, en l'absence d'études sur l'identité des stocks de cette espèce, le groupe de travail considère qu'il n'y a qu'un seul stock pour l'ensemble de la sous-région. Les anchois sont pêchés dans la région nord-ouest africaine principalement au Maroc et en Mauritanie. Au Maroc, ils sont ciblés par une flottille de sardiniers marocains et par une flottille de senneurs espagnols dans la zone Nord. En Mauritanie, cette espèce n'est pas ciblée par la pêche industrielle où elle est considérée comme une prise accessoire.

VI. Objectifs et organisation de la thèse

L'anchois européen et la sardine européenne sont sujets à de fortes pressions de pêche et les stocks sont soit pleinement exploités soit surexploités (CGPM, 2012b). En dépit de leur importance écologique et commerciale, la délimitation des stocks à des fins de gestion est encore un sujet de débat (CGPM, 2012b; ICES, 2009), principalement du fait de la complexité de la structure de leurs populations. Chez ces deux espèces caractérisées par un flux de gènes important, les résultats des nombreuses études génétiques, parfois contradictoires, ont rarement été en mesure d'identifier différents stocks (ex. (Bembo et al., 1996a; Borsa, 2002; Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Grant, 2005; Sanz et al., 2008; Silva et al., 2014; Viñas et al., 2013b; Zarraonaindia et al., 2012)). En général, une faible structuration génétique est attendue chez les poissons pélagiques du fait de leurs grandes capacités de

dispersion (Waples, 1998). Relativement peu d'échanges entre les stocks, négligeables d'un point de vue de gestion, peuvent être suffisants pour assurer l'homogénéité génétique (Begg et al., 1999; Kasapidis, 2014; Reiss et al., 2009). Un grand nombre de pêcheries d'anchois et de sardines sont gérées sur la base de zones géographiques délimitées par le CIEM, le CGPM ou d'autres organisations régionales sans qu'il y ait nécessairement de véritable cohérence entre ces limites administratives et les processus biologiques ou les déplacements des poissons. L'amélioration de compréhension de la structure des populations et l'identification biogéographique des stocks représentent donc un pas important dans l'amélioration des stratégies de mise en place de mesures de gestion appropriées des pêcheries. Dans ce contexte, **l'objectif principal** de la thèse est d'explorer à partir de l'analyse de la forme de l'otolithe la structuration des populations de sardines et d'anchois à petite (régionale) et grande (aire de répartition) échelles spatiales. À petite échelle spatiale, nous avons essayé d'analyser comment les structures océanographiques et géographiques comme les fronts hydrologiques et les détroits peuvent affecter la structure des populations. À grande échelle spatiale, les structures des populations mises en évidence par l'analyse de la forme de l'otolithe sont comparées et discutées avec les résultats des études génétiques.

Les populations de petits poissons pélagiques sont connues pour être particulièrement sensibles aux fluctuations de l'environnement. La **deuxième partie du travail** de thèse a été consacrée à l'étude de l'écologie alimentaire de la sardine et de l'anchois à grande échelle spatiale. Ces deux espèces partagent souvent le même habitat et consomment une large gamme de proies planctoniques. Le premier objectif était d'étudier la composition et le chevauchement du régime alimentaire de ces deux espèces au niveau de différents sites situés en Méditerranée et en Atlantique. Le deuxième objectif était d'analyser et de comparer le régime alimentaire en fonction des environnements dans lesquels évoluent les poissons (zone d'upwelling, zone oligotrophe,...) le long de leur aire de répartition.

La thèse se structure en cinq chapitres.

Le premier chapitre, comme introduction, présente le contexte de l'étude, les concepts de populations et de stocks et l'état des connaissances sur la structuration des populations et la gestion des stocks de sardines et d'anchois.

Le deuxième chapitre, méthodologique, présente les zones d'études et leurs caractéristiques océanographiques (gyre, front, paramètres hydrologiques, ...), les espèces

étudiées ainsi que les différentes techniques utilisées qui ont permis de répondre aux objectifs de ce travail.

Le chapitre 3 s'intéresse à la structuration des populations d'anchois et de sardines à partir de l'analyse de la forme de l'otolithe. Dans un premier temps, nous avons analysé à une échelle régionale la structuration des populations d'anchois dans la région sud-ouest de la Méditerranée occidentale (mer d'Alboran et bassin Algéro-provençal). Cette région, caractérisée par la présence d'un front hydrologique quasi permanent (le front Almería-Oran), une circulation cyclonique complexe et la présence du détroit de Gibraltar, est particulièrement intéressante pour étudier l'influence des structures océanographiques sur la structuration de l'anchois. Les résultats de cette étude ont été publiés dans la revue ICES Journal of marine sciences.

Dans une deuxième partie, l'analyse de la forme des otolithes d'anchois provenant de 15 localités couvrant une grande partie de son aire de répartition a révélé une structure de population complexe. À grande échelle, quatre groupes distincts d'anchois ont pu être mis en évidence. Les résultats de cette partie ont été soumis à la revue Fisheries Research.

Dans la dernière partie de ce chapitre, la structure des populations de sardines a été étudiée à grande échelle (15 localités couvrant une grande partie de l'aire de répartition de l'espèce). Cette étude confirme l'efficacité de l'analyse de la forme des otolithes pour l'identification de stocks de sardines. Trois groupes distincts de sardines ont pu être mis en évidence. Les résultats de cette partie ont été publiés dans la revue Journal of Sea Research.

Le chapitre 4 s'intéresse au régime alimentaire de l'anchois et de la sardine en analysant les contenus stomacaux d'individus adultes provenant de 13 sites en méditerranée et en Atlantique nord-est. La variation du régime alimentaire de l'anchois est interprétée et discutée en fonction des caractéristiques de ces sites qui représentent des régions productives (côtes atlantiques et zones d'upwelling) et des régions oligotrophes comme la Méditerranée (et plus particulièrement sa partie orientale). La variation du régime alimentaire de la sardine est aussi interprétée selon la variation géographique et le comportement de l'espèce. Ces résultats ont été soumis à la revue Lebanese Science Journal. La composition et le chevauchement du régime alimentaire de la sardine et de l'anchois au niveau de 7 sites situés en Méditerranée et en Atlantique ont été étudiés. Un faible chevauchement du régime alimentaire entre les deux espèces a été observé particulièrement dans les zones de fortes

productivités biologiques (Manche, côte nord-ouest africaine et mer d'Alboran). Ces résultats ont été soumis à la revue Lebanese Science Journal.

Enfin, le **chapitre 5** clôt ce manuscrit en synthétisant les résultats et en évoquant les avancées et les perspectives de ce travail de thèse, notamment sur le plan opérationnel avec une meilleure délimitation des stocks d'anchois et de sardines.

Chapitre II

Matériel et méthodes

I. Zones d'études

La zone d'étude couvre la mer Méditerranée et l'Atlantique Nord-Est depuis la Mauritanie au sud jusqu'à la mer du Nord. Cette zone correspond à l'essentiel de l'aire de répartition géographique de l'anchois européen et de la sardine européenne. Dans la partie ci-dessous nous allons détailler les caractéristiques environnementales (hydrodynamiques, hydrologiques, mais aussi biologiques) des différentes régions que nous avons étudiées. Ces informations sont importantes pour la compréhension de la biologie des espèces et de la structuration de leurs populations.

I.1. La Méditerranée

I.1.1. Caractéristiques générales.

La Méditerranée couvre une superficie d'environ 2,5 millions de km². À l'ouest, la Méditerranée est en contact avec l'Atlantique au niveau du détroit de Gibraltar (largeur de 14.4 km = 7.77 milles), caractérisé par un seuil immergé à une profondeur de 300 mètres environ. À l'est, la Méditerranée est reliée à la mer Rouge par le canal de Suez et à la mer Noire par le Bosphore. Ces deux passages, de faible profondeur et très étroits, jouent un rôle hydrologique beaucoup moins important que le détroit de Gibraltar. À l'inverse d'autres mers épicontinentales, les marges continentales sont peu développées, à l'exception du plateau Catalan, du plateau Tunisien et du Golfe du Lion, ce qui favorise les interactions directes entre eaux côtières et eaux profondes.

Une particularité écologique importante de la Méditerranée est que l'on peut distinguer deux grands bassins (Figure II.1). Un bassin oriental et un bassin occidental, séparés par le détroit de Sicile, et composés chacun d'unités écologiquement et océanographique différentes (Fonteneau, 1995). Les unités du bassin occidental sont, les mers d'Alboran, la mer Ligure et Tyrrhénienne, et le bassin Algéro-provençal, alors pour le bassin oriental, ces unités sont, les mers Adriatique, Ionienne, Egée, et le bassin Levantin.

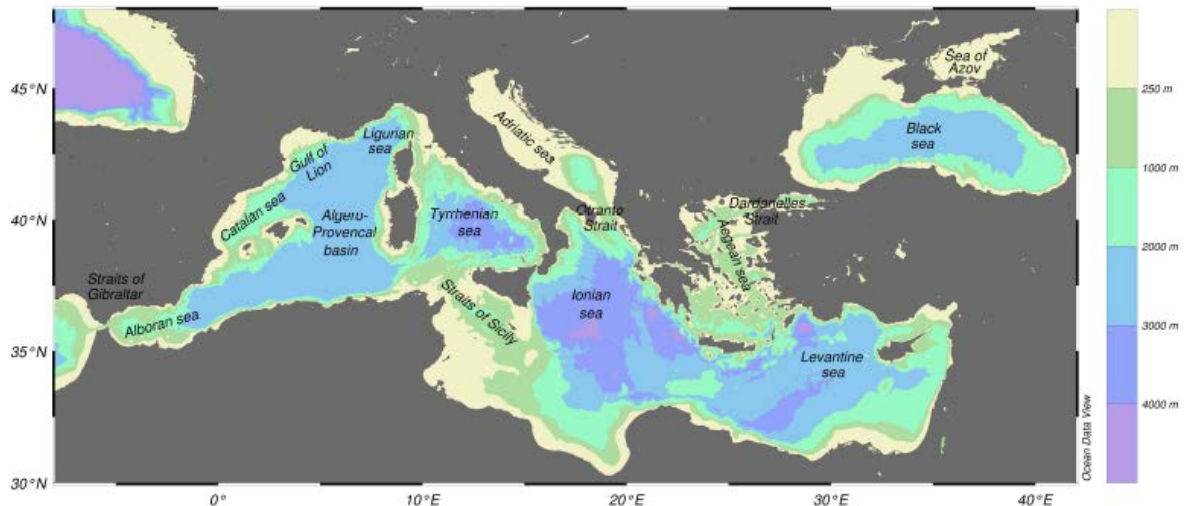


Figure II.1: Localisation des principaux bassins, détroits, mers marginales et les différentes parties de la mer Méditerranée (Incarbona et al., 2013).

I.1.2. Hydrologie et hydrodynamique.

La Méditerranée est caractérisée par les trois grandes masses d'eau (Figure II.2) et un hydrodynamisme spécifique qui est due au flux de l'Atlantique à travers le détroit de Gibraltar (AEE et PNUE 1999) :

- L'eau atlantique modifiée traversant le détroit de Gibraltar (Modified Atlantic Water, MAW), se trouve dans la couche superficielle sur une colonne de 50 à 200 m. Elle se caractérise par une salinité de 36,2 psu (unité de salinité pratique) à proximité de Gibraltar et de 38,6 psu dans le bassin Levantin. La densité de l'eau augmente au fur et à mesure de sa progression vers l'est (Tchernia, 1960).
- L'eau levantine intermédiaire (Levantine Intermediate Water, LIW), formée dans le bassin Levantin, se trouve dans des profondeurs allant de 200 à 800 m. Elle se caractérise par des températures situées entre 13°C et 15,5°C et une salinité de 38,4 à 39,1 psu.
- L'eau profonde de Méditerranée (Mediterranean Deep Water, MDW) se trouve à la fois dans le bassin occidental et le bassin oriental. L'eau profonde de Méditerranée occidentale (Western Mediterranean Deep Water, WMDW) se caractérise par une température de 12,7°C et une salinité de 38,4 psu, tandis que l'eau profonde de Méditerranée orientale (Eastern Mediterranean Deep Water, EMDW) se caractérise par une température de 13,6°C et une salinité de 38,7 psu.

Tout au long de son parcours, l'eau atlantique modifiée se réchauffe et se refroidit selon les saisons, mais dans l'ensemble elle se charge en sel et gagne en densité.

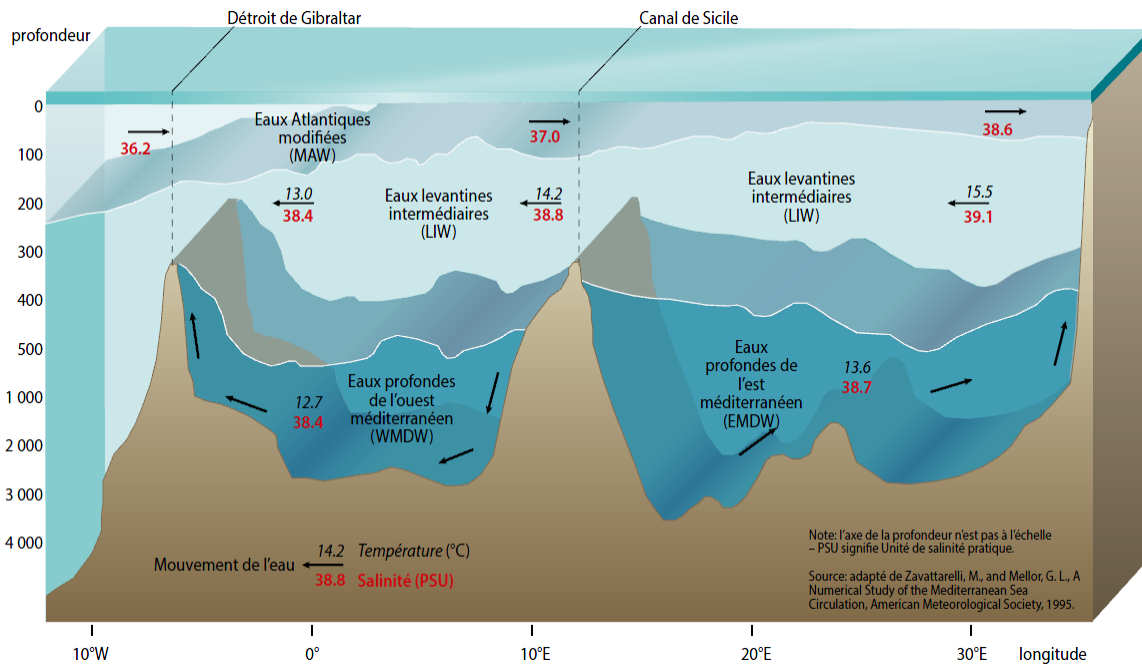


Figure II.2: Image qui représente la température et la salinité des différentes masses d'eau de l'Atlantique et la méditerranée.

Du point de vue hydrologique, la Méditerranée se caractérise notamment par un bilan hydrologique négatif (évaporation plus forte que les précipitations) avec un déficit annuel de 2500 km³ par an (Béthoux, 1979), ce déficit est compensé par des entrées d'eaux superficielles de l'océan Atlantique. Ces flux d'eau atlantique déterminent une circulation de type cyclonique (Figure II.3) dans la plupart des bassins (Jacques et Tréguer, 1986) et la formation de fronts hydrologiques (Milot, 1985, 2005; Tintoré et al., 1991).

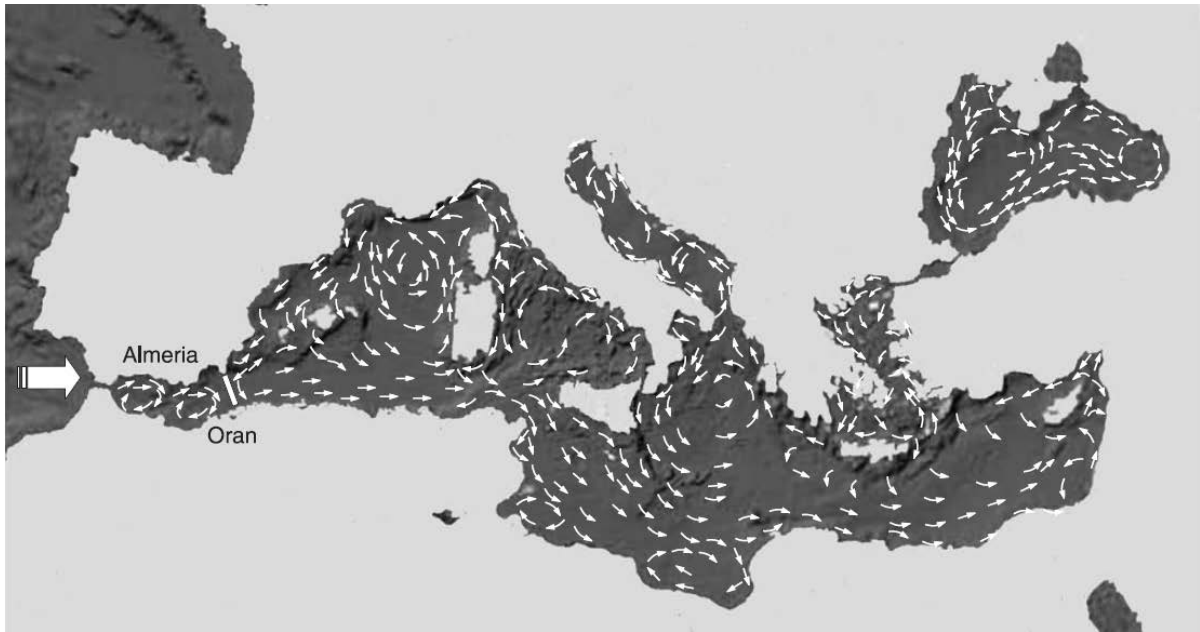


Figure II.3: Schéma qui représente les principaux courants de surface et les tourbillons dus au flux de l'Atlantique (Patarnello et al., 2007).

Bassin occidental

La circulation générale en Méditerranée est thermohaline et les courants sont cycloniques en fonction de la bathymétrie (Milot, 1985, 2005). Le jet d'eau Atlantique (AW) touche la côte de l'Afrique du Nord, une partie de cette eau forme les tourbillons anticycloniques de la mer d'Alboran et l'autre partie passe dans le canal Baléarique et forme le courant Baléarique (BC), (Garcia-Ladona et al., 1994; Hopkins, 1985) qui arrive au nord de la Corse et forme le courant du nord (NC).

Le courant du nord passe à travers le talus continental et contourne le bassin Nord-Ouest de façon cyclonique (Figure II.4). Devant les côtes d'Espagne il y a la formation du front Baléarique (Sabatés et al., 2007).

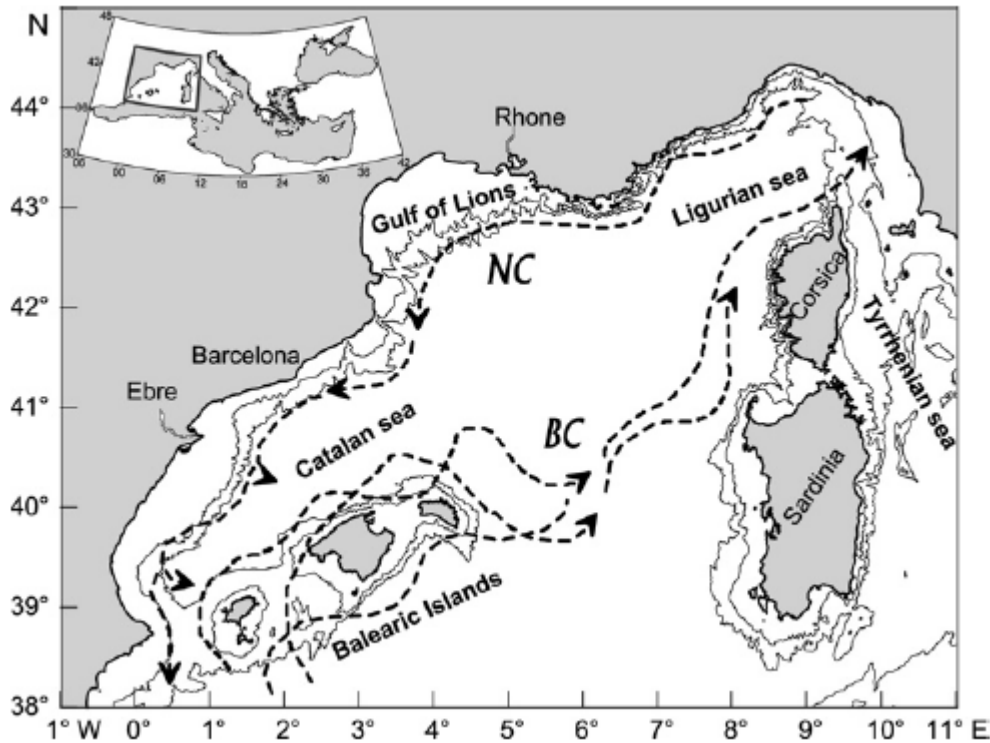


Figure II.4: Carte de Nord-Ouest de la Méditerranée qui montre le courant nord (NC) et la bathymétrie (200 et 1000 m isobathe).

Le Front Almeria Oran

Ce front géostrophique, conséquence d'un équilibre dynamique quasi-permanent entre la force de Coriolis et le gradient horizontal de densité, est la résultante de la rencontre entre le jet d'eau atlantique peu salé qui entre à Gibraltar et les eaux atlantiques modifiées qui ont circulé dans l'ensemble du bassin et qui présentent des salinités élevées typiques des eaux Méditerranéennes. C'est une structure analogue à celles généralement associées aux grands courants océaniques, mais à la différence de ce dernier, le gradient de densité découle d'un gradient de salinité et non de température (Arnone et al., 1990). Le jet Atlantique forme dans la mer d'Alboran deux gyres anticycloniques (WAG: Western Anticyclonic Gyre et EAG : Eastern Anticyclonic Gyre) pour ensuite s'écouler vers l'est le long des côtes Algériennes et former le courant Algérien (Figure II.5). Le front Almeria-Oran correspond à un jet parallèle au bord est de la gyre est et se caractérise par un fort gradient de densité entre les eaux atlantiques et méditerranéennes. Ce front s'étend sur 200 km de longueur, 30 km de large et environ 70-150 m d'épaisseur selon le bord du jet considéré.

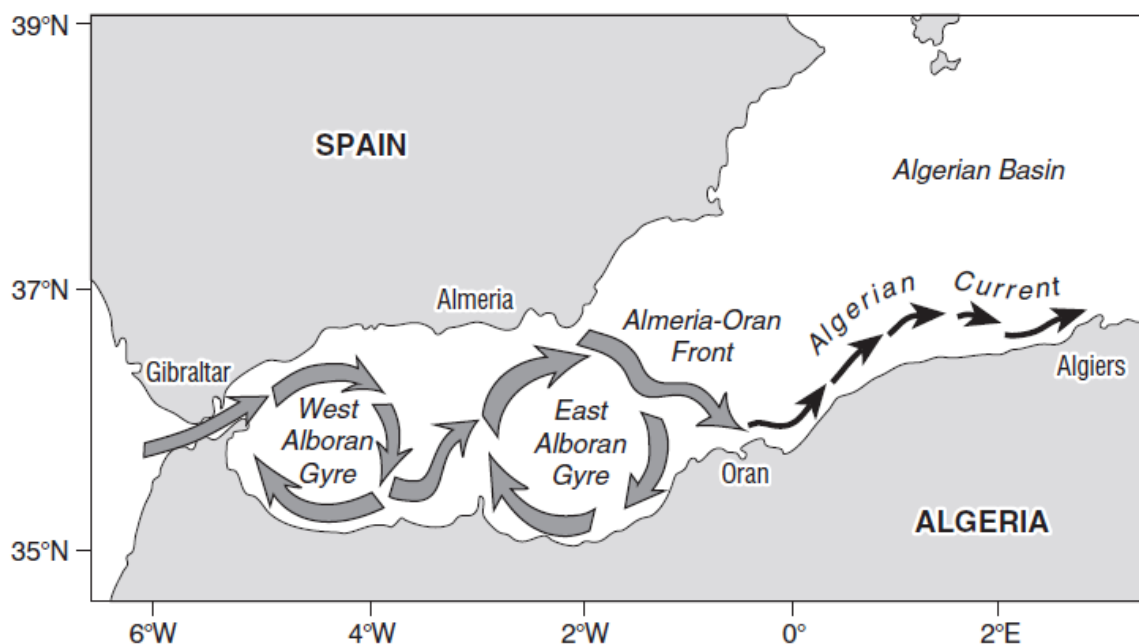


Figure II.5 : Schéma qui illustre la circulation en mer d'Alboran (Tintoré et al., 1988).

Bassin oriental

Le jet de l'Atlantique (AIS) entre dans le bassin oriental à travers le détroit de Sicile (Figure II.6), quand il sort du bassin ionien forme le courant Méditerranéen (MMJ). En passant par le centre du bassin Levantin, le courant MMJ se divise en deux courants. Le courant (AMC) qui passe au Nord-Ouest de Chypre arrive vers les côtes de la Turquie et le deuxième courant qui se dirige vers l'est et longe la côte de Palestine. Alors, il y a formation de différents tourbillons cyclonique et anticyclonique dans le bassin oriental.

Les systèmes frontaux sont très souvent caractérisés par des biomasses phytoplanctoniques plus élevées que les eaux adjacentes traduisant des fortes productions primaires (Boucher et al., 1987; Claustre et al., 1994; Franks, 1992; Simpson et al., 1982; Traganza et al., 1987)

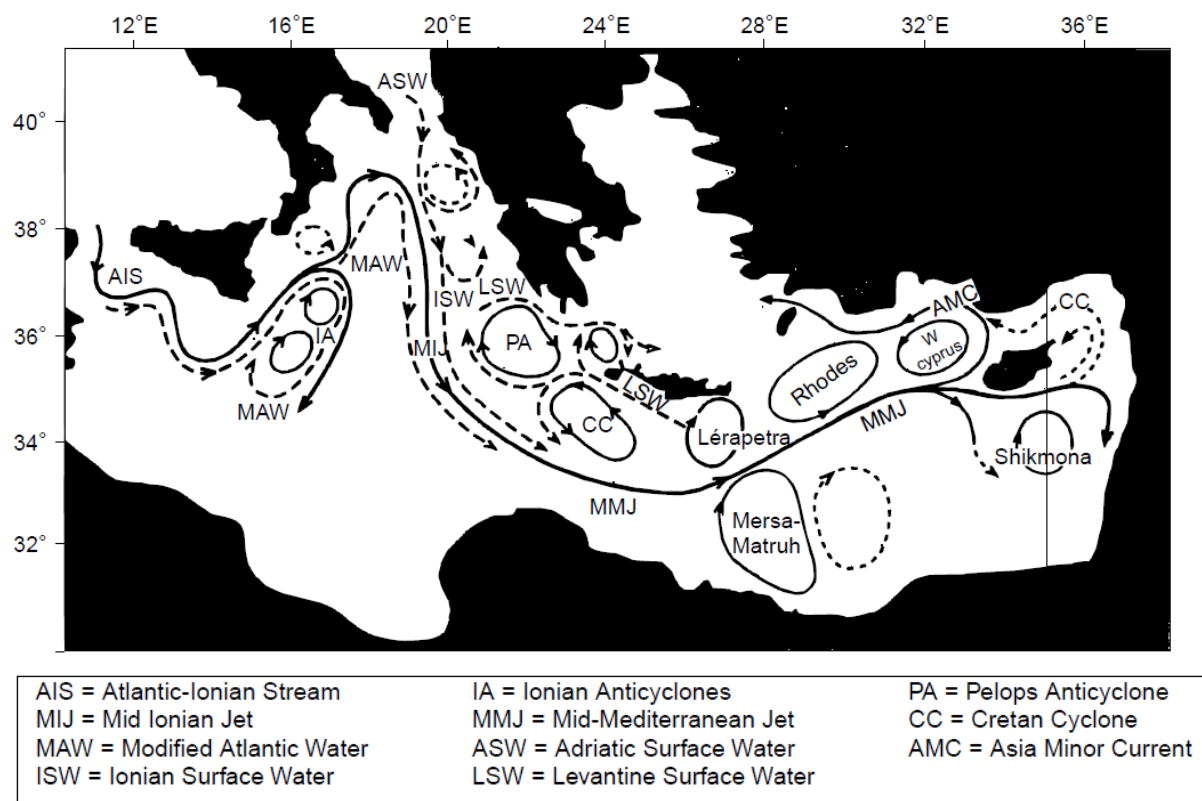


Figure II.6: La circulation dans le bassin orientale de la Méditerranée (Malanotte-Rizzoli et al., 1997).

La moyenne de la température de l'eau de surface dans la mer Méditerranée suit un gradient croissant d'ouest en est avec un maximum (entre 22°C et 24°C) dans le bassin levantin (Figure II.7). La température est maximale (entre 14°C et 16°C) dans la mer Noire et mer de Marmara. Dans le Sud-ouest de Méditerranée la température est comprise entre 18°C et 20°C. Elle diminue dans le nord du bassin occidental et la mer Adriatique pour atteindre une moyenne comprise entre 16°C et 18°C.

À partir des données satellitaires, nous avons représenté l'évolution spatiale de la température de surface (SST) moyenne pendant notre période d'étude (2010-2013) et dans notre zone d'étude (Figure II.7). Pour la Méditerranée, il ressort que les températures du bassin oriental sont plus élevées que celles du bassin occidental. D'autre part, dans le bassin occidental, les températures sont moins élevées sur la rive nord que sur la rive sud.

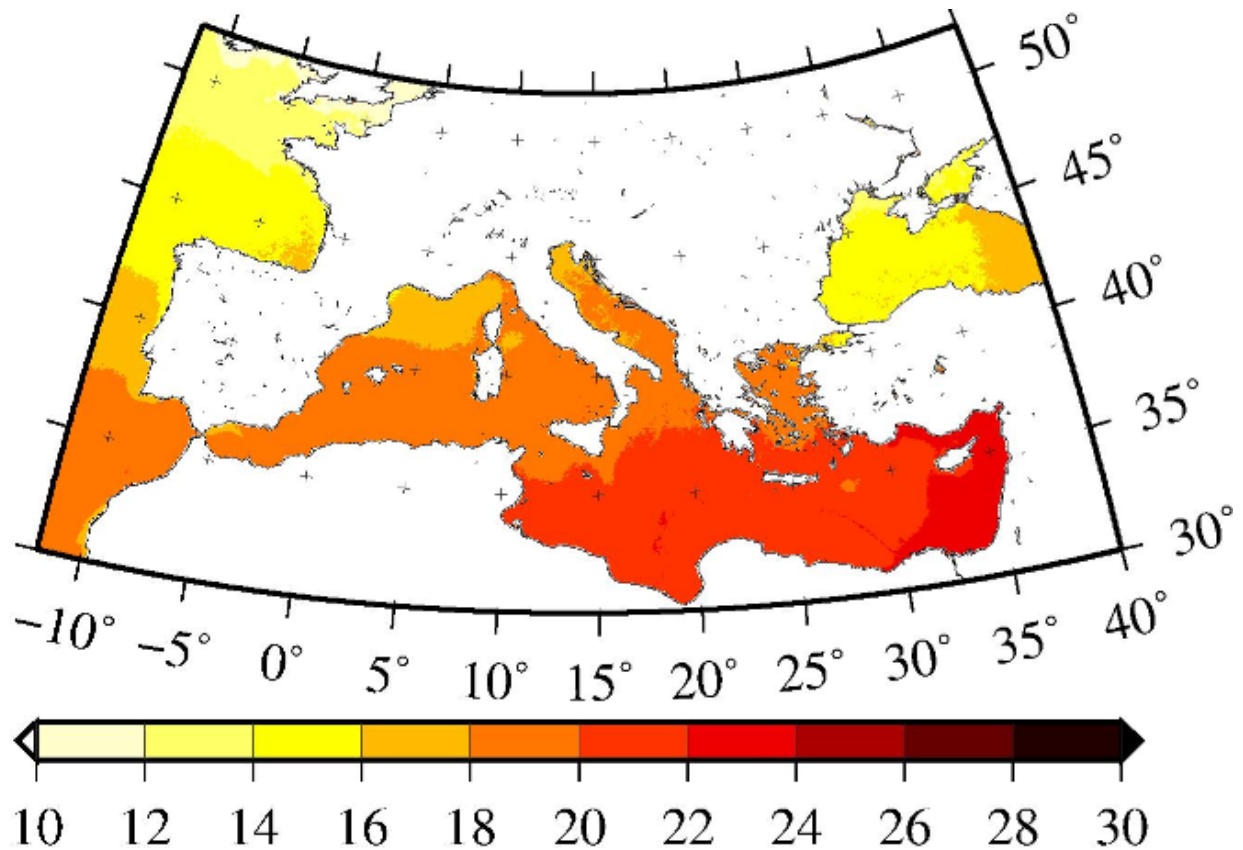


Figure II.7: Moyenne annuelle de la température (°C) de surface de l'eau (SST) Dec 2010–Dec 2013. <http://gdata1.sci.gsfc.nasa.gov/>.

I.1.3. Concentrations en nutriments et productivité

Les variations spatiales et saisonnières de la productivité de la Méditerranée sont entraînées par l'hydrodynamisme du bassin, les variations saisonnières de la stratification, et les apports fluviaux et atmosphériques de nutriments. Les eaux méditerranéennes sont considérées comme parmi les plus oligotrophes de la planète et se caractérisent par un gradient d'oligotrophie qui s'accroît d'ouest en est (Jacques et Tréguer, 1986). Des exceptions existent toutefois comme en Adriatique, ou dans la partie nord du bassin occidental où les eaux sont relativement productives en raison des apports nutritifs continentaux. La pauvreté en sels nutritifs est attribuée aussi à celle de l'eau superficielle Atlantique qui alimente la Méditerranée (Coste et al., 1972). La représentation cartographique de la concentration en chlorophylle a obtenu à partir des données satellitaires pour la période d'étude (2010-2013) montre en effet un gradient ouest-est de concentration mais également nord-sud (Figure II.8).

Généralement le sud-ouest de Méditerranée (mer Alboran) et le plateau du golfe de Gabes présentent des concentrations plus élevées en chlorophylle a qui s'explique pour le premier par le jet Atlantique au niveau de détroit de Gibraltar et pour le second par l'étendue du plateau continental du golfe de Gabés.

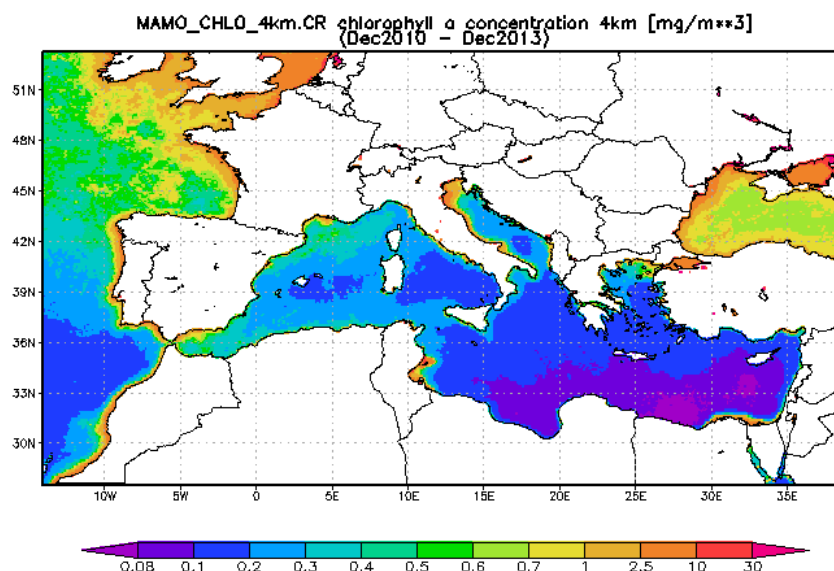


Figure II.8: Carte qui représente la concentration annuelle moyenne (Déc. 2010 à Déc. 2013) de la chlorophylle a en mer méditerranée. <http://gdata1.sci.gsfc.nasa.gov/>.

I.2. Atlantique nord-est.

I.2.1. Caractéristiques générales.

L'Atlantique du nord-est offre des conditions presque optimales à la vie marine et aux activités de pêche en raison de la configuration de sa bathymétrie et de son hydrologie (Paul, 1958). La façade occidentale de l'Europe est profondément indentée par des mers bordières épicontinentales comme la mer Baltique, la mer du Nord, la Manche et la mer Celtique auxquelles ajoutent des surfaces étendues de plateau continental comme dans le golfe de Gascogne. En bref les eaux de l'Atlantique du nord-est sont riches en plancton qui confère la couleur verte aux eaux à la différence de la Méditerranée où le bleu est un indice de pauvreté biologique (Figure II.11(B)).

I.2.2. Hydrologie et hydrodynamique

La température de l'eau de surface de l'océan Atlantique diminue progressivement suivant un gradient latitudinal (Figure II.9). Elle a une moyenne entre 3°C et 6°C en mer du Nord, entre 9°C et 15°C dans la péninsule ibérique et entre 18°C et 27°C tout le long de la

côte Africaine en allant du Maroc jusqu'au Sénégal. La température des eaux de surface Nord-Est de l'Atlantique est généralement inférieure à celle de la méditerranée et sa moyenne est de 10°C.

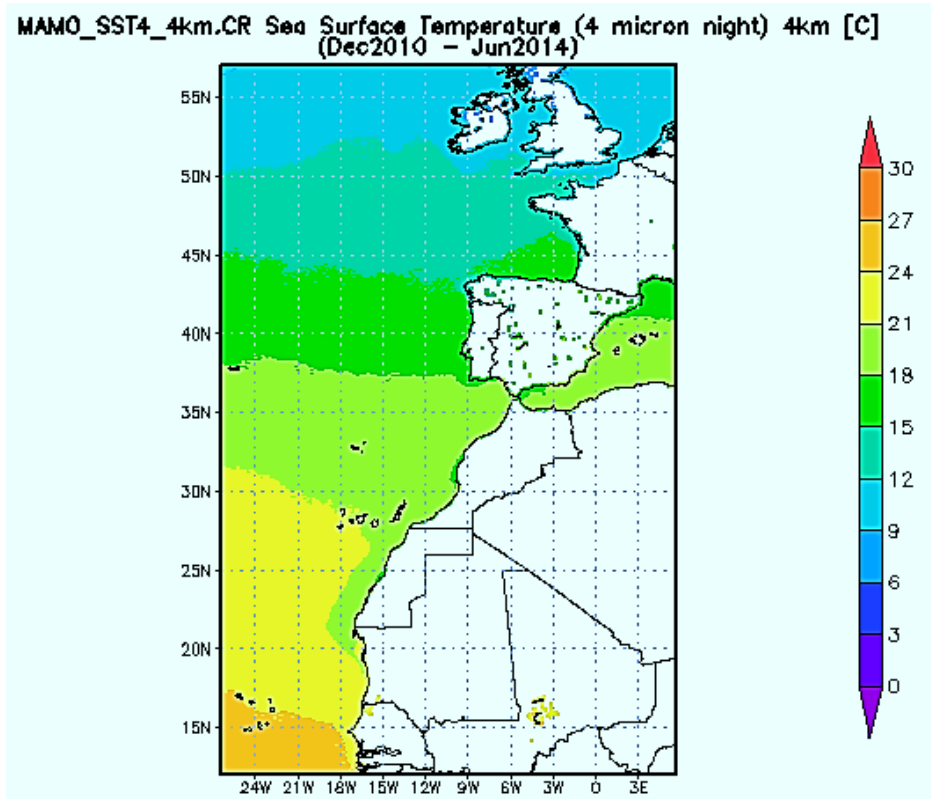


Figure II.9: Température de surface de l'eau du Nord-est de l'océan Atlantique <http://gdata1.sci.gsfc.nasa.gov/>.

Dans l'Atlantique, les courants sont principalement mis en mouvement par les vents dominants, ce qui explique que l'on retrouve une circulation océanique qui ressemble d'une certaine manière à la circulation atmosphérique. La circulation océanique générale dans l'Atlantique du Nord-est (Figure II.10) est dominée par l'extension septentrionale du Gulf Stream, appelée courant de l'Atlantique Nord. Cette circulation fait partie de la circulation globale la "grande boucle de circulation océanique" qui transporte des eaux relativement chaudes, riches en nutriments et en oxygène, de l'Atlantique nord-ouest vers les côtes européennes.

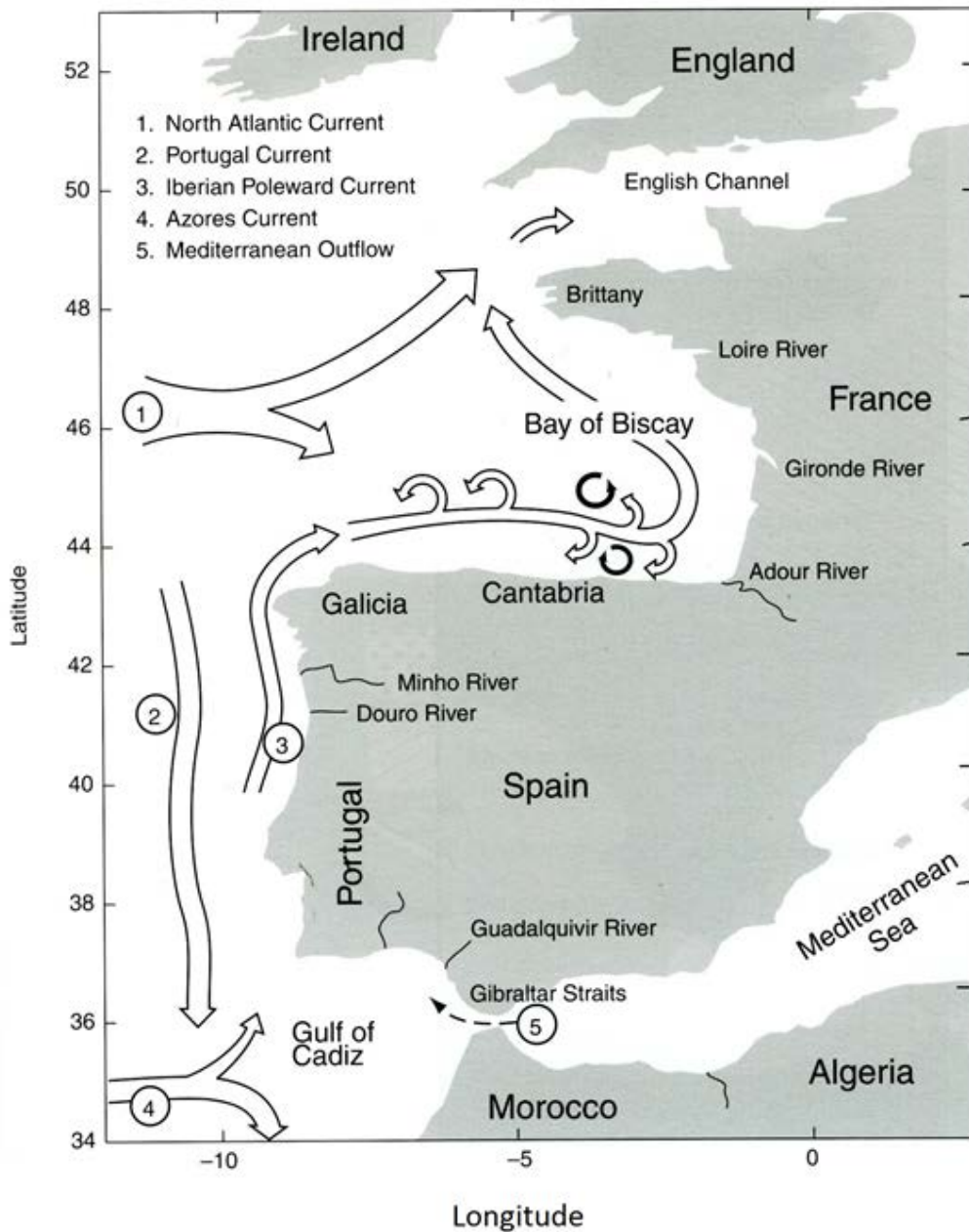


Figure II.10: Carte qui représente les courants du nord-est de l'Atlantique. Source (Checkley, 2009).

I.2.3. Zone d'upwelling

L'upwelling est un phénomène consistant en la remontée d'eaux profondes vers la surface, ce qui induit une forte production biologique (Figure II.11). Les upwellings les plus puissants sont situés dans l'Atlantique le long des côtes ouest de l'Afrique, et portent le nom des courants qui y sont associés : le courant des Canaries et le courant du Benguela.

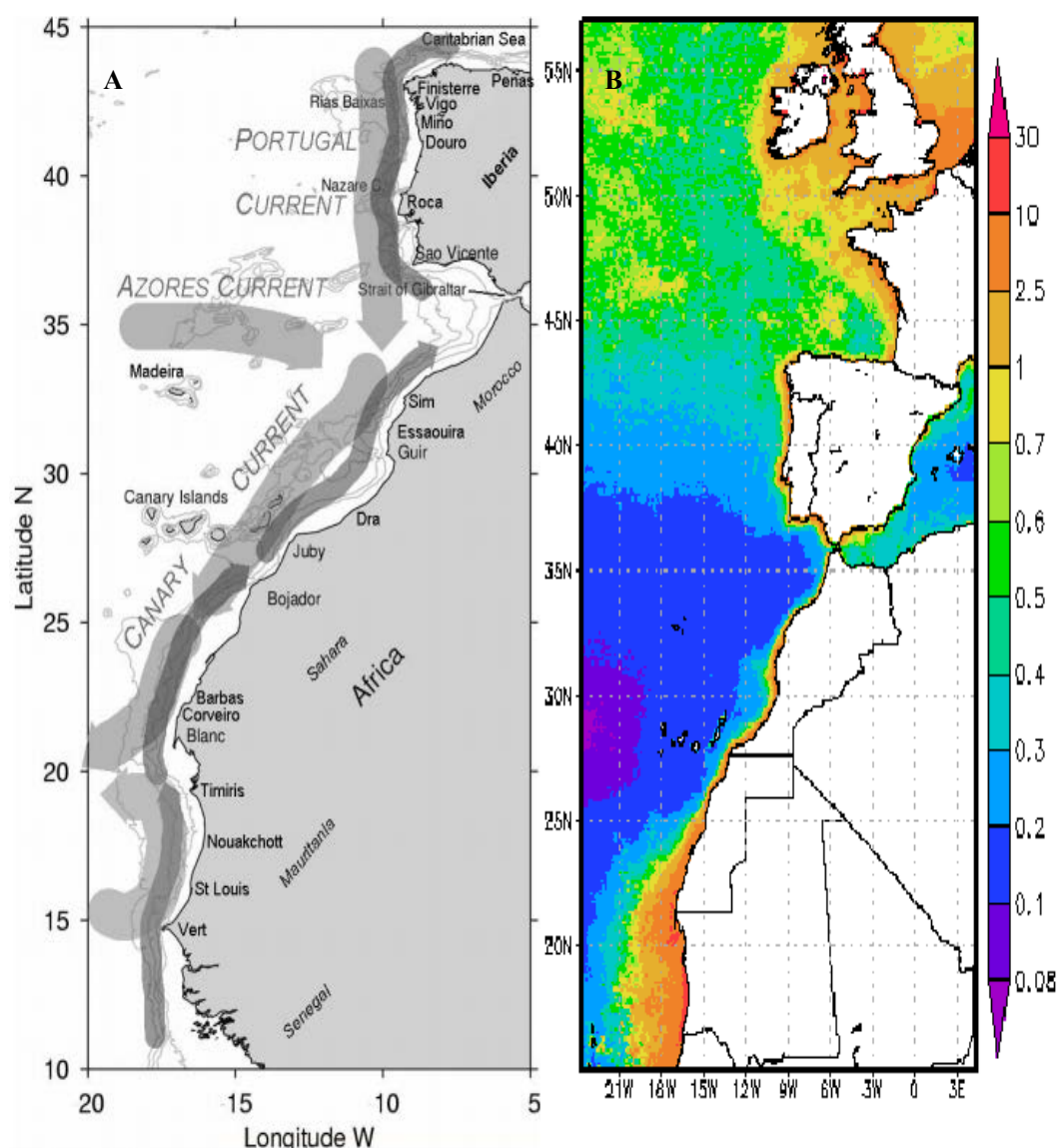


Figure II.11: (A) : Carte du Nord de l'Atlantique ibérique et nord-ouest de l'Afrique indiquant les isobathes (m) 200, 1000, 2000 et 3000. Les larges flèches claires et étroites représentent les flux de surface, les flèches sombres représentent le courant sous-jacent de la pente vers les pôles, d'après Arístegui et al. (2006). (B) Concentration du chlorophylle-a dans l'est de l'Atlantique <http://gdata1sci.gsfc.nasa.gov/>.

Le courant des Canaries (SCC) s'étend sur plus de 3000 km de côte, le long de la côte nord-ouest de l'Afrique, depuis Gibraltar (36°N) jusqu'au Sénégal (12°N). Il se traduit par un courant général de surface longeant la côte du nord au sud : un upwelling saisonnier pour les extrêmes nord et sud et un upwelling plus constant pour la partie centrale, entre le cap Juby (28°N) et le cap Blanc (21°N) (Arístegui et al., 2006). Le courant Nord-Sud du Portugal qui longe la côte ouest de la péninsule Ibérique sur environ 700 km forme un upwelling sur les côtes portugaises. La variabilité naturelle de la physique de l'upwelling se répercute directement sur l'écosystème associé. En effet, la croissance du phytoplancton peut être

limitée par un enrichissement trop faible en nutriments, ou par un transport d'Ekman trop fort entraînant le plancton loin des côtes où se produit alors un brassage avec des eaux oligotrophes. L'alimentation du zooplancton peut aussi être perturbée par la turbulence engendrée par un vent trop fort. La succession des épisodes d'upwelling est donc importante pour les organismes marins (Lasker, 1989).

Dans la péninsule ibérique (Figure II.12), l'intensité maximale de la ponte de la sardine s'étend du novembre jusqu'au avril (Ré, 1986; Zwolinski et al., 2001). L'augmentation du phénomène d'upwelling durant la période de ponte de la sardine (hiver) agit de façon négative sur le recrutement de ce dernier (augmentation de la mortalité des larves qui sont transportés au zone défavorable pour leur survie), même si les conditions d'upwelling sont bénéfiques plus tard au cours de l'été (saison d'alimentation) (Santos et al., 2001). Cependant, la période de frai pour l'anchois s'effectue en printemps-été, alors l'upwelling favorise le développement des juvéniles en automne-hiver (Figure II.13).

Au sud de 36°N une analyse comparative de la reproduction de différents petits pélagiques montre qu'il n'y a pas de correspondance entre la saison de ponte de la sardine (*Sardina pilchardus* ; sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*)) et la période de l'upwelling (Roy et Leadlay, 1992). Au Sénégal le frai a lieu durant la saison d'upwelling alors qu'au Maroc le frai a lieu dans les zones au large loin d'upwelling ou bien dans les zones (Sahara : Sud Maroc) où le phénomène d'upwelling est minimal.

Les populations de la sardine migrent latitudinalement avec la variation d'upwelling (Aristegui et al., 2006). Cette migration a un effet mineur sur la pêche dans les zones jusqu'au 27°N. Cependant la migration des populations centrales vers les zones d'upwellings Nord (Cap Ghir 29°N), est une composante majeure pour la dynamique de la pêche artisanale Marocaine au Nord du 30°N (Belvèse, 1991). L'intensité de la migration est en relation avec la puissance de l'upwelling, et les captures les plus élevées sont enregistrées pendant les années de fort upwelling.

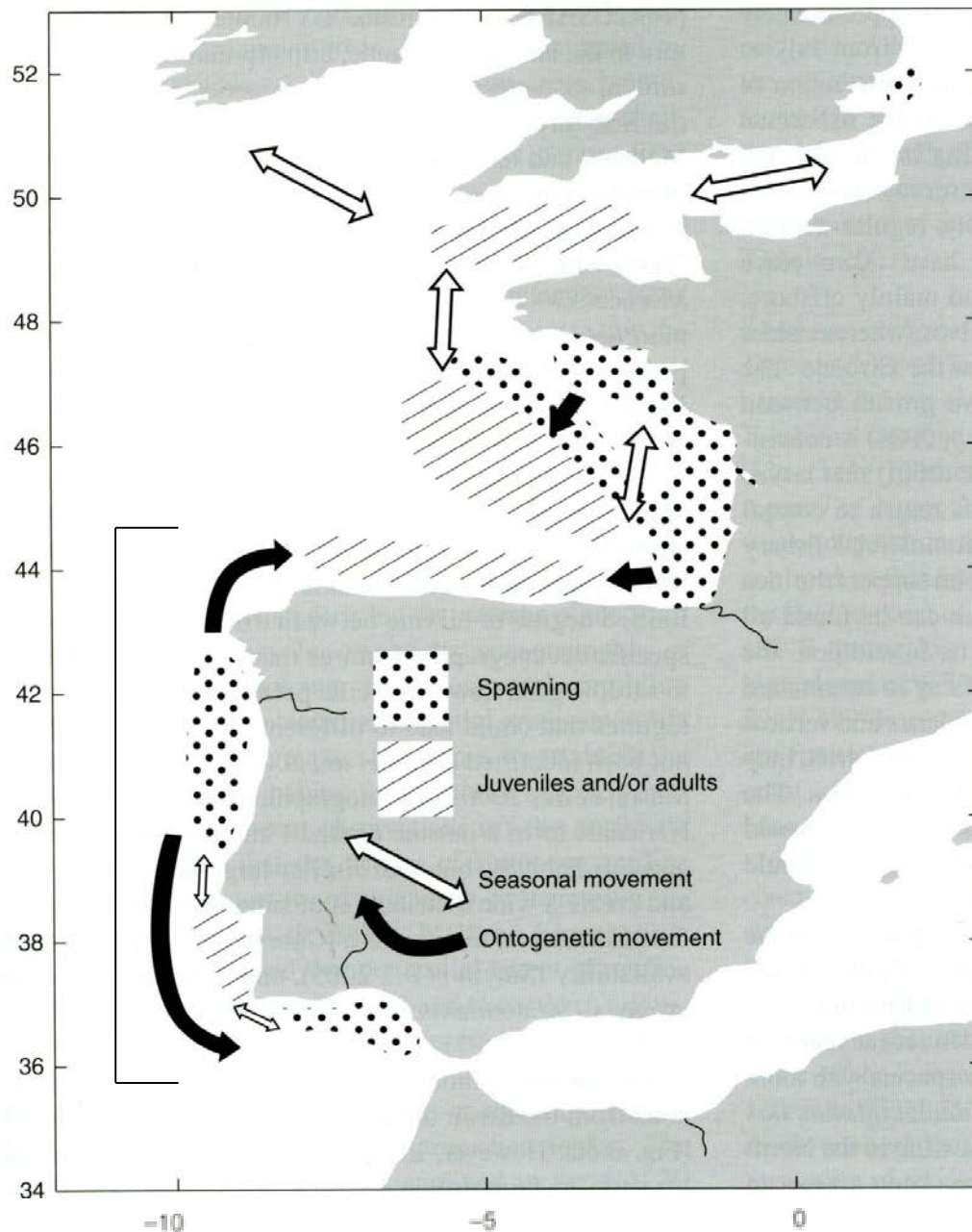


Figure II.12: Zone de ponte de la sardine dans le péninsule Ibérique et Golfe de Gascogne (*Sardina pilchardus*). Source (Checkley, 2009).

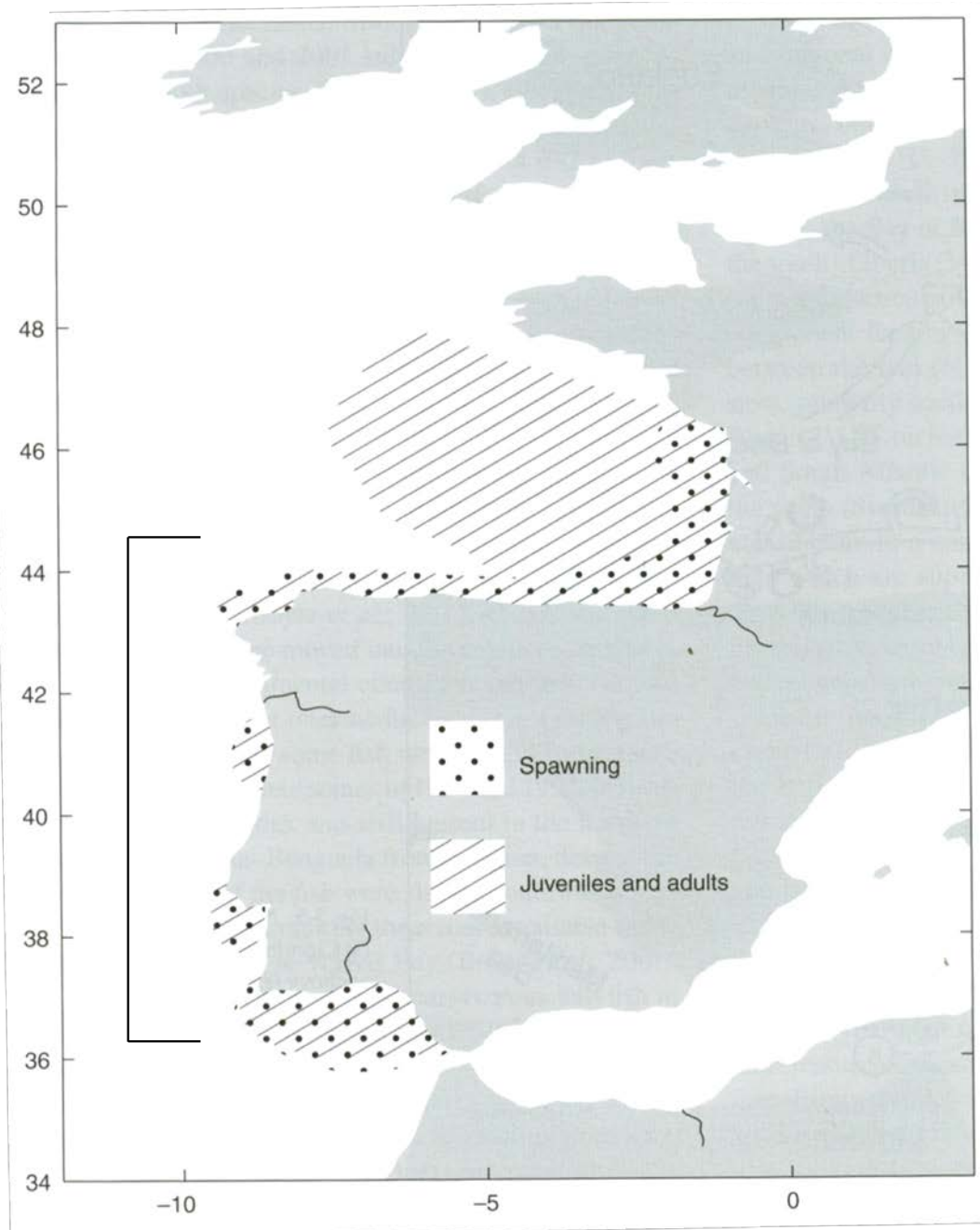


Figure II.13: Zone de ponte de l'anchois dans le péninsule Ibérique et Golfe du Gascogne (*Engraulis encrasicolus*).Source (Checkley, 2009).

I.3. Choix des sites d'étude

Vu la grande variabilité hydrodynamique, hydrologique, biologique, l'éloignement géographique et la présence des barrières naturelles (fronts, détroit, Caps) en Atlantique nord-est et en Méditerranée, les sites d'études choisis sont répartis de façon à couvrir, autant que possible, toute l'aire de répartition des deux principales espèces étudiées (anchois et sardine) en tenant des différentes caractéristiques environnementales. Nous aurions aimé avoir des échantillons d'un maximum de sites comme le sud du bassin Levantin ou l'Adriatique, mais

nous n'avons pas réussi à obtenir des échantillons de ces zones. Les sites d'échantillonnages sont au nombre de 16 pour l'anchois *E. encrasicolus* et de 15 pour la sardine *S. pilchardus*. Ces sites ont été aussi choisis pour représenter des populations ou stocks de différentes zones de pêche.

Les poissons proviennent soit de campagnes de pêche scientifique soit de prélèvements lors de débarquements dans les ports de pêche. Dans ce dernier cas, on s'assure de l'origine de la zone de pêche. Pour le golfe du Lion, les poissons proviennent de la campagne océanographique PELMED (PELAGiques MEDiterranée) pour les sites de Manche et de mer du Nord (campagnes Ifremer du programme IBTS (*International Bottom Trawl Survey*)) et pour le Liban les échantillons proviennent du bateau océanographique CANA du CNRS libanais.

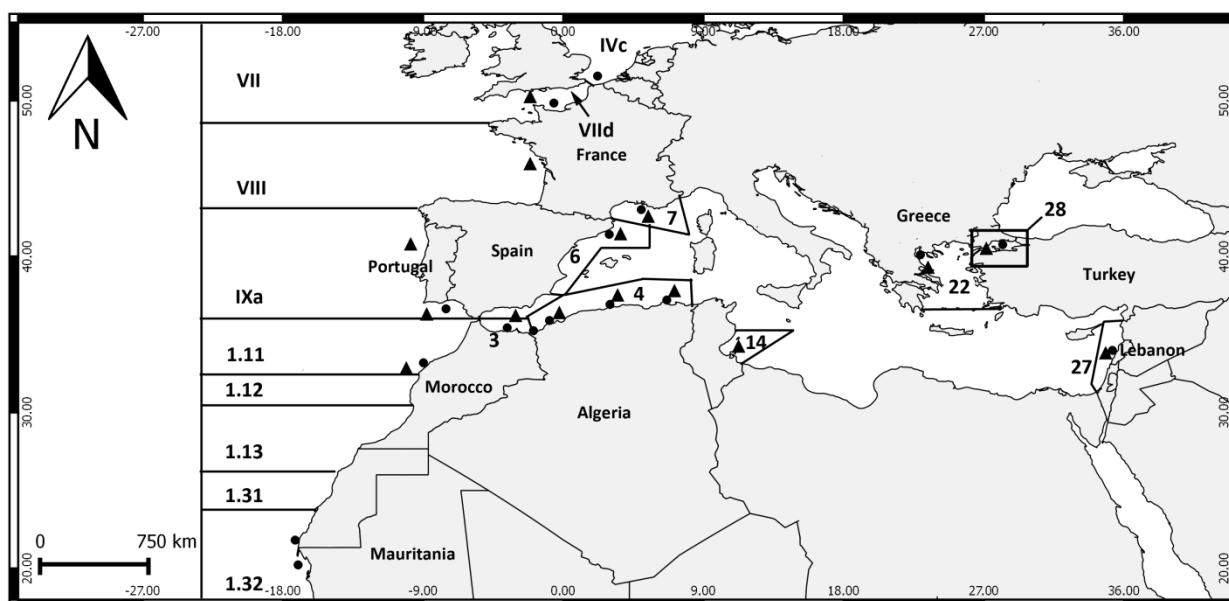


Figure II.14: Localisation des sites d'échantillonnages de l'anchois *Engraulis encrasicolus* (●) et de la sardine *Sardina pilchardus* (▲).

II. Présentation des espèces étudiées

II.1. Anchois européen *Engraulis encrasicolus*

Description

L'anchois européen, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus 1758), également appelé anchois commun, appartient à l'ordre des Clupéiformes et la famille des Engraulidés (Figure

II.15). Il se caractérise par un corps allongé et cylindrique, un dos bleu à bleu vert et les flancs et son ventre argentés. Il se distingue aussi par les caractères suivants:



Figure II.15: L'anchois européen *Engraulis encrasicolus*. Bouche largement fendue, jusqu'en arrière des yeux.

- Mâchoire inférieure plus courte que la supérieure.
- Grandes écailles caduques.
- Reflets dorés sur les opercules.
- Taille maximale : 20 cm
- Taille commune : 10-15 cm
- Taille minimale autorisée en pêche : 12 cm en mer du Nord, Manche, golfe de Gascogne et 9 cm en Méditerranée.

Répartition géographique

L'anchois commun est distribué dans l'Atlantique nord-est, du Maroc aux mers du Nord et Baltique (Draganik et Wyszynski, 2004) et en mers Méditerranée et Noire (Quéro et Vayne, 1997; Whitehead, 1984) (Figure II.16). Il est particulièrement abondant dans le golfe de Gascogne, le long des côtes espagnoles (Ré, 1986) et dans les eaux atlantiques marocaines. Au XXème siècle, il existait une pêcherie d'anchois dans la mer de Wadden, située à l'est de la mer du Nord qui a complètement disparu depuis 1962 (Boddeke et Vingerhood, 1996; Cunningham, 1990). À l'inverse, depuis quelques années, on a constaté la présence entre janvier et mars d'anchois au nord-ouest de la mer du Nord (Beare et al., 2004).

Les migrations de l'anchois sont très peu connues. Seuls les déplacements de la pêcherie pourraient être des indicateurs des mouvements des poissons adultes. En effet, la fragilité de l'anchois fait qu'aucune opération de marquage n'est possible et aucun suivi du déplacement du poisson ne permet d'établir de schéma migratoire clair (Duhamel et Masset, 2004).

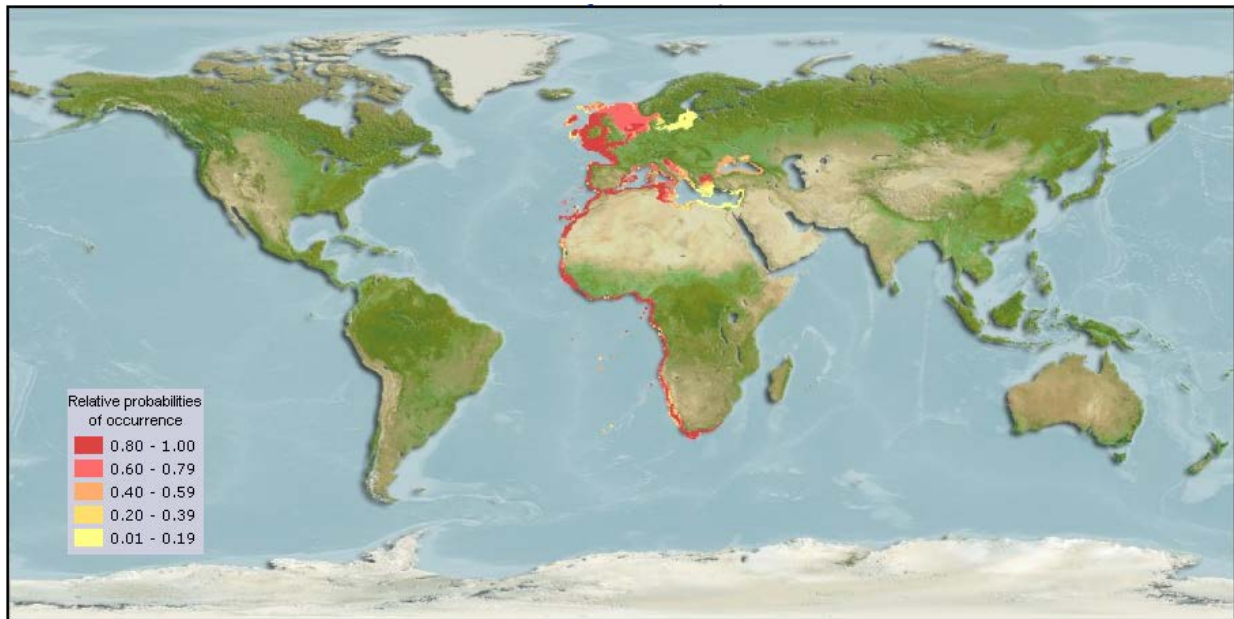


Figure II.16: Répartition géographique de l'anchois *Engraulis encrasicolus*. Source www.fishbase.org.

Comportement

L'anchois est une espèce marine pélagique grégaire formant de larges bancs. Il est présent depuis la côte jusqu'à 150 m de fond. Il tolère une large gamme de salinité. Son mode de vie est plus lié à la qualité des masses d'eaux qu'à des latitudes particulières. Son affinité pour les eaux légèrement dessalées fait qu'il apparait régulièrement dans les panaches des fleuves ou les lagunes d'eaux saumâtres, et en été dans des aires géographiques situées très au nord (Beare et al., 2004; Reid et al., 2003). En hiver, l'anchois se retire vers le sud et descend vers le fond. De même, les anchois de la mer Celtique peuvent migrer selon les années en Manche (ICES, 2006). L'abondance et la croissance de l'anchois est corrélée au facteur température (Basilone et al., 2004; Beare et al., 2004; Pauly, 1980) et au facteur production primaire (Iverson, 1990; Jennings et al., 2001).

Reproduction et croissance

L'anchois se reproduit d'avril à novembre. Les femelles pondent de façon fractionnée sur plusieurs semaines (Duhamel et Masset, 2004). Il se reproduit à cette période car les températures élevées offrent des conditions favorables de nutrition (Duhamel et Masset, 2004; Garcia et Palomera, 1996; Motos et al., 1996; Somarakis et al., 2000; 2004b; Whitehead, 1984). L'étalement de la saison de ponte est un atout pour la survie des œufs et des larves qui ont ainsi plus de chances de se développer dans un milieu favorable.

La croissance de l'anchois est la même pour les mâles et les femelles dans une même zone géographique (Astudillo, 1986). Elle est très rapide la première année et se ralentit ensuite. La longévité de l'anchois est courte. L'anchois atteint sa première maturité sexuelle à une taille variable selon les zones géographiques: dans le golfe de Gascogne la taille de maturité est de 11.5 cm, en mer Catalane et au sud de la Sicile elle varie entre 10 cm et 12 cm, en mer Ionienne et en mer Egée elle varie entre 10 cm et 11 cm, sur la côte tunisienne et en mer Adriatique elle varie entre 7.5 cm et 8.2 cm (GFCM, 2006).

Nutrition

De nombreuses études se sont penchées sur le régime alimentaire des anchois dans différentes zones en Méditerranée: au niveau du golfe du Lion (Palomera et al., 2007; Plounevez et Champalbert, 2000), de la mer Catalane (Palomera et al., 2007), de la côte algérienne (Bacha, 2009; Bacha et Amara, 2012; Bacha et al., 2010), de la mer Égée (Catalán et al., 2010) mais aussi au niveau de la mer du Nord ou encore de la mer Baltique (Raab et al., 2011). A travers toutes ces études, il a été démontré que l'anchois adulte se nourrit principalement de zooplancton, en particulier de petits crustacés comme des larves nauplius, d'œufs et d'alevins de poissons et que les copépodes étaient la principale ressource alimentaire des anchois (Duhamel et Masset, 2004; Quéro et Vayne, 1997; Tudela et Palomera, 1997; Tudela et al., 2002). Ces auteurs se sont également penchés sur l'étude du régime alimentaire en fonction de la saison (Bacha, 2009), de la période de la journée (Morote et al., 2010), de la taille des individus (Bacha, 2009) ou du stade de vie (Palomera et al., 2007). Le phénomène de cannibalisme chez l'anchois a été signalé (Plounevez et Champalbert, 2000; Valdés et al., 1987).

L'anchois présente deux comportements alimentaires : il peut se nourrir par filtration en absorbant toute la matière en suspension dans la colonne d'eau, principalement en journée ou par prédation lorsqu'il repère visuellement une proie de taille importante (Ganias, 2014; Palomera et al., 2007; Plounevez et Champalbert, 2000). Une alimentation sporadique de phytoplancton a été reportée par certains auteurs (Bulgakova, 1993; Mikhman et Tomanovich, 1977).

II.2. La sardine européenne, *Sardina pilchardus*

Les sardines appartiennent à un groupe taxonomique complexe qui regroupe les poissons pélagiques marins ou dulçaquicoles comme les aloses, les harengs (Lavoué et al., 2007). La sardine européenne (*Sardina pilchardus*, Walbaum 1792) appartient à l'ordre des

clupéiformes et la famille des Clupéidés (Figure II.17). Les deux principaux genres de sardines se répartissent dans les différentes zones d'upwellings du monde, où les eaux sont froides à tempérées et où la production primaire est importante (Parrish et al., 1989; Whitehead, 1985). Dans la suite de notre travail, pour des raisons de commodité, nous utiliserons le nom de sardine au lieu de *Sardina pilchardus*.

Description



Figure II.17: La sardine européenne *Sardina pilchardus*.

La sardine présente les caractéristiques suivantes :

- Dos bleu à bleu vert, flancs argentés à reflets dorés, ventre blanc argenté,
- Présence de paupières adipeuses en avant et en arrière de l'œil,
- Grandes écailles minces et caduques recouvrant une autre couche d'écailles plus petites,
- Origine de sa nageoire dorsale située en avant de celle des pelviennes,
- Deux derniers rayons de sa nageoire anale plus allongés que les autres. Les branchies comptent de 70 à 100 branchio-spines,
- Opercule, strié, porte une tâche noire suivie de plusieurs autres tâches sur le corps,
- Mâchoire légèrement saillante et grandes écailles se détachant facilement,
- Taille maximale : 28 cm et taille commune : 15-25 cm.

Répartition géographique

La sardine commune vit en Atlantique nord-est depuis la Norvège et l'Écosse jusqu'au Sénégal (Figure II.18). Elle est présente également en Méditerranée (Quéro et Vayne, 1997; Whitehead et al., 1986).

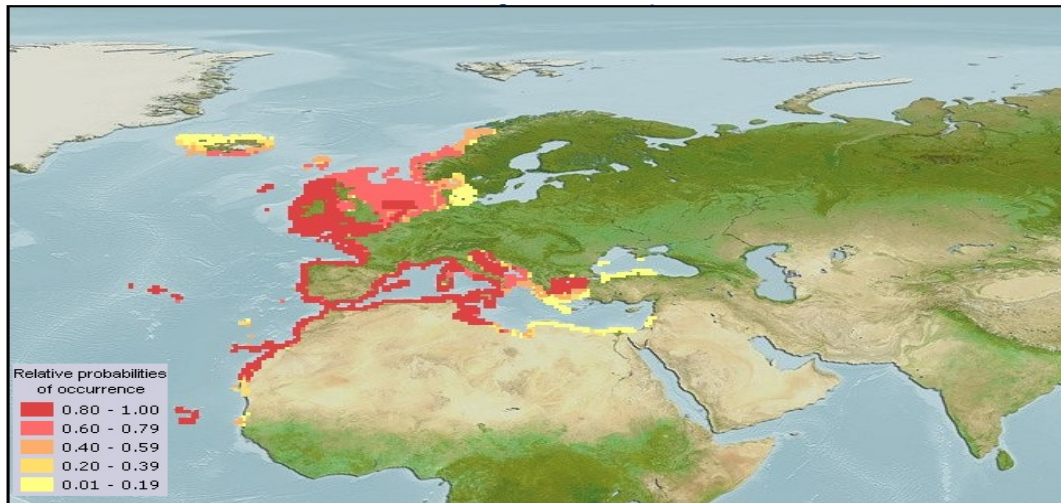


Figure II.18: Répartition géographique de la sardine européenne.

Comportement

La sardine européenne est un poisson pélagique grégaire, qui vit sur le plateau continental à une profondeur maximale de 150 m et sa présence est souvent associée à celle de l'anchois (Abad et al., 1998). Elle vit en bancs qui peuvent être de très grande taille, localisés près de la surface pendant la nuit (entre 15 et 40 m de la surface) et en profondeur le jour (de 30 m à 50 m de la surface), depuis les eaux côtières jusqu'à 120 m de fond.

La sardine supporte une faible dessalure, raison pour laquelle selon les années, elle peut être observée dans des estuaires comme celui de Lima au Portugal (Ramos-Fernandez et al., 2006). Les bancs peuvent être composés d'individus d'âges et de sexes différents mais de tailles équivalentes (Cury et al., 2000). En cas de fortes abondances, les bancs ont tendance à être mono spécifiques. En revanche, si la sardine est moins abondante, les bancs seront composés de plusieurs espèces de petits pélagiques, notamment des anchois et/ou des chinchards (Laurent, 2005).

En plus de ses migrations journalières, la sardine effectue de plus grands déplacements en fonction des saisons. Ces migrations sont probablement conditionnées par l'âge des individus, la présence de nourriture, la reproduction et les conditions thermiques du milieu (Olivar et al., 2001; Riveiro et al., 2000). De la même façon, les lieux de ponte sont influencés par les variations saisonnières, lesquelles imposent des migrations aux sardines (Furnestin, 1943).

Reproduction et croissance

La sardine atteint sa maturité sexuelle durant les deux premières années de sa vie. La sardine atteint sa taille de première maturité sexuelle vers 11.8 cm en Méditerranée (Ganias et al., 2003), 10.5 cm en Tunisie (Khemiri et Gaamour, 2009) vers 15 cm du Portugal jusqu'au golfe de Gascogne (Beverton, 1963; Dorel, 1986; Figueiredo et Santos, 1988; Rocheta et al., 2000) et vers 19 cm en Manche (Macer, 1974). La sardine se reproduit dans les zones où la température et les proies sont favorables à la survie des larves (Somarakis et al., 2000; Ward, 2002).

La sardine se caractérise essentiellement par une croissance rapide, une durée de vie courte (en raison de la pêche excessive), une grande fécondité et une mortalité élevée surtout en phase larvaire (Rochet, 2000; Rose et al., 2001). La croissance et la maturité sexuelle présentent de larges variations tout au long de l'aire de répartition (Alemany et Alvarez, 1993; Pérez et al., 1985).

Nutrition

La sardine utilise deux modes de nutrition ; le "particulate-feeding" qui est une prise de nourriture volontaire par la bouche, et un "filter-feeding" qui représente la filtration de petites particules grâce aux branchies. La filtration est utilisée pour les petites proies inférieures à 724 μm , tandis que le mode particulaire est utilisé pour les proies supérieures à 780 μm (Garrido et al., 2007). La Sardine adulte peut passer d'un mode à l'autre en fonction de la taille des particules et non de leur densité (Garrido et al., 2007). Ceci est différent chez d'autres clupéidés comme *Sardinops sagax* (van der Lingen, 1994).

Les sardines adultes utiliseraient essentiellement le mode filtration, particulièrement quand la composition du milieu en phytoplancton est intéressante (Bode et al., 2004). L'adulte se nourrit principalement de plancton, en particulier de petits crustacés comme les copépodes, de larves de mollusques, d'œufs et d'alevins de poissons (Cunha et al., 2005; Demirhindi, 1961; Quéro et Vayne, 1997).

Ces deux modes de prise alimentaire sont possibles grâce à des modifications d'ordre morphologique. En effet, les juvéniles, incapables de filtrer efficacement les particules fines, le deviennent après la métamorphose, lorsque le développement des arcs branchiaux, branchio-spines et caeca pyloriques sont achevés. Ces changements sont à la base de ce que l'on appelle la variation ontogénétique, qui explique la différence de régime alimentaire entre

les juvéniles (essentiellement composée de zooplancton) et les adultes (composée de zoo et phytoplancton) (Costalago et Palomera, 2014). Parmi les Clupéidés, *S. pilchardus* a la plus petite durée de prise alimentaire (filtration et mode particulaire) à cause du faible degré d'ouverture de la bouche, et de sa faible vitesse de nage (Garrido et al., 2007).

III. Etude otolithométrique

Un grand nombre d'organismes vivants possèdent la propriété d'enregistrer, dans certains de leurs os, les principaux événements environnementaux entraînant des réactions physiologiques qui ponctuent leur vie. Les otolithes de téléostéens (poissons osseux) en sont un exemple particulièrement intéressant.

Les otolithes sont des concrétions calcaires localisées dans le labyrinthe membraneux de l'oreille interne des poissons (Figure II.19). Le labyrinthe est composé de trois canaux semi-circulaires (deux verticaux et un horizontal) et d'un otosac divisé en utricule (utriculus), saccule (sacculus) et lagena (Figure II.20). Ces trois "sacs" contiennent chacun un otolithe (respectivement le *lapillus*, la *sagitta* et l'*asteriscus*) baignant dans un liquide, l'endolymphe, dont la viscosité varie selon les espèces. Les otolithes sont reliés aux parois de l'otosac par des formations ligamenteuses (*marginarium*) qui s'insèrent sur leur pourtour (Grasse, 1958).

III.1. Description de l'otolithe

Les otolithes jouent un rôle important dans les fonctions de maintien de l'équilibre et d'orientation du poisson (Oxman et al., 2007). Les otolithes se forment par des dépôts carbonatés périodiques et successifs formant des microstructures (Secor et al., 1992). Ils sont composés principalement de carbonates de calcium (CaCO_3) sous la forme de cristaux d'aragonite précipités dans une matrice protéique (Degens et Ross, 1969; Morales-Nin, 1987).

Les otolithes montrent une série de structures d'accroissement qui se forment régulièrement sur une échelle de temps s'étalant d'un rythme journalier à un rythme annuel (Panfili et al., 2002). Cependant la *sagitta* est généralement la concrétion la plus volumineuse, excepté chez les Ostariophyses qui ont l'*asteriscus* plus gros (Pannella, 1980).

La face proximale (interne) de la *sagitta* est le plus souvent convexe, et la face distale (externe) concave, avec un axe principal orienté antéropostérieurement. La face proximale est

entaillée longitudinalement par un sillon appelé sulcus acusticus qui correspond à la projection de la zone sensorielle de l'épithélium sacculaire appelée macula (Pannella, 1980).

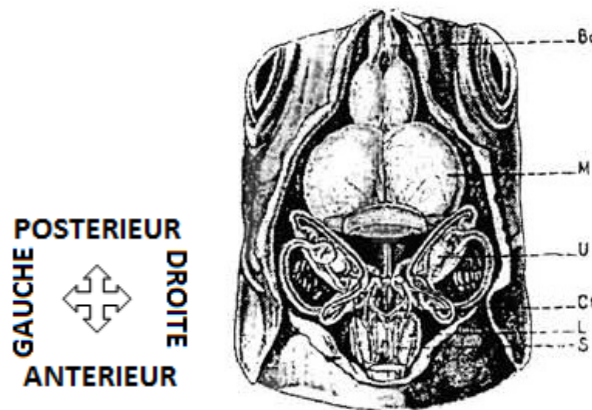


Figure II.19: Labyrinthe membraneux de l'oreille interne en vue dorsale, la voûte crânienne, le cervelet et le bulbe ont été enlevés. M, cerveau moyen ; U, utricule ; Ct, canal transverse ; L, lagena ; S, saccule. (D'après S. Dijkgraaf dans Grasse, 1958).

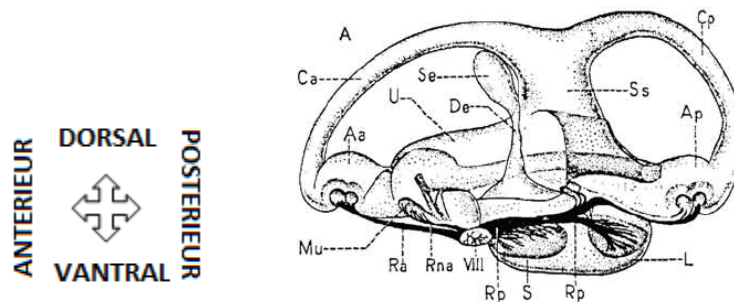


Figure II.20: Labyrinthe de poisson. Vue du côté interne. Aa, ampoule antérieure ; Ap, ampoule postérieure ; Ca, Cp, canaux semi-circulaires antérieur, postérieur ; De, canal endolymphatique ; L, lagena ; Mu, macula utriculi ; Ra, rameau nerveux de l'ampoule ; Rp, rameau de la lagena ; S, saccule ; Se, saccule endolymphatique ; Ss, sinus supérieur (crus commune) ; U, utricule ; VIII, 8e nerf crânien. (D'après S. Dijkgraaf dans (Grasse, 1958)).

III.2. Morphologie des otolithes

La forme des otolithes est spécifique des espèces de poissons, contrairement à d'autres pièces calcifiées elle est peu affectée par les phénomènes de résorption (Campana et Casselman, 1993; L'Abée-Lund, 1988). Les poissons pélagiques sont connus comme des nageurs rapides et la forme de leur otolithe pourrait être un élément qui contribue à rendre leur neurocrâne léger afin de réduire l'énergie dépensée durant la nage. Au contraire, chez les espèces benthiques la contrainte de nage est généralement plus faible et n'agit pas comme un facteur limitant sur la croissance des otolithes, donc ils ont des otolithes plus épais

(Parmentier et al., 2001). Gauldie et Crampton (2002) signalent la séparation des espèces benthiques et pélagiques par des composantes de la forme. La taille relative de la *sagitta* augmente aussi avec la profondeur où vivent les espèces. Chez les pélagiques, la *sagitta* est largement développée dans un plan vertical et elle est comprimée latéralement (Assis, 2005).

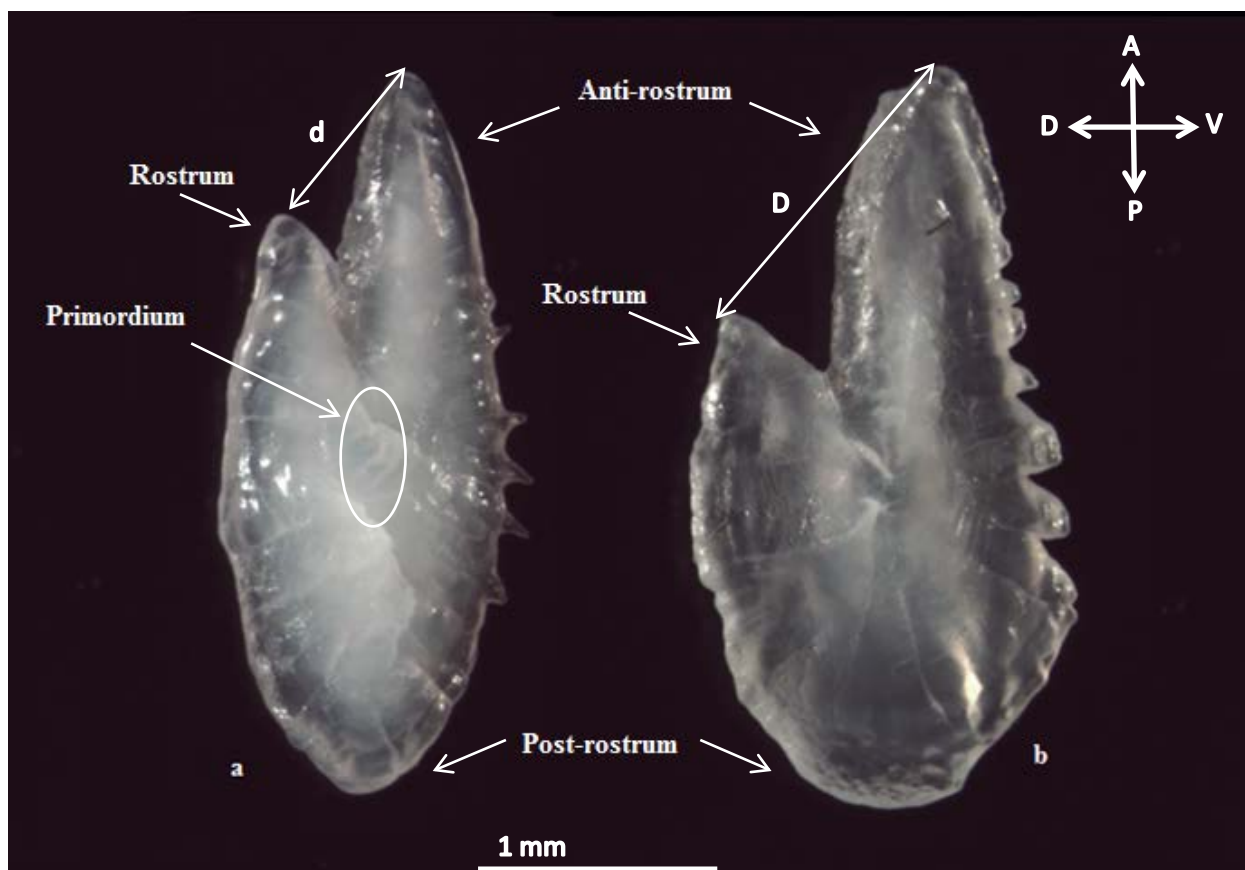


Figure II.21: Représentation des différentes parties de l'otolithe droit (distal) de l'anchois (a) et de la sardine (b). A : antérieure, P : postérieure, V : ventrale et D : dorsale. d et D : distances entre le rostrum et l'anti-rostrum de l'otolithe de l'anchois et de la sardine respectivement.

La différence de forme de l'otolithe de l'anchois et de la sardine est bien apparente (Figure II.21 et Figure II.22). La forme ovale caractérise l'otolithe de l'anchois tandis que l'otolithe de la sardine est plus large.



Figure II.22: Représentation graphique des contours d'une *sagitta* droite d'*E. encrasicolus* (rouge) et de *S. pilchardus* (vert).

La distance entre le rostrum et l'anti-rostrum et la largeur du post-rostrum sont généralement plus grandes chez l'otolithe de sardine que chez l'anchois. Jusqu'à présent, les déterminants de la forme des otolithes ne sont pas entièrement compris. La croissance des otolithes et leur forme se produisent sous une double régulation: la forme générale est régulée génétiquement (Cardinale et al., 2004; Lombarte et Lleonart, 1993; Vignon et Morat, 2010), mais il y a une forte variabilité liée au sexe et à l'âge (Begg et Brown, 2000; Cardinale et al., 2004; Castonguay et al., 1991; Gagliano et McCormick, 2004), ainsi qu'aux conditions environnementales locales comme la profondeur, la température de l'eau, la nourriture et le type de substrat (Gagliano et McCormick, 2004; Hüsey, 2008; Lombarte et Lleonart, 1993; Merigot et al., 2007). Vignon (2012) montre que l'axe de croissance de l'otolithe peut être complètement remodelé par les conditions environnementales. Alors, on peut conclure que la variation de la forme des otolithes peut être influencée par différents facteurs, génétiques, ontogéniques et environnementaux.

III.3. Utilisations et applications des otolithes

Les otolithes sont des enregistreurs naturels de données de variations de croissances et de changements d'habitats, et inscrivent les informations dans leurs microstructures et leur chimie. Ces informations telles que l'âge, la croissance, les migrations, la reproduction ou le stress sont fondamentales pour l'étude de la dynamique des populations et la gestion des pêcheries (Begg et al., 2005).

Les otolithes possèdent différentes propriétés et sont souvent assimilés à la "boîte noire" des individus (Panfili et al., 2002).

- Ils sont présents dès la naissance du poisson.
- Leur croissance est périodique et continue tout au long de la vie des individus.
- Ils sont capables d'incorporer certains éléments du milieu.
- Ils ne subissent pas de résorption, excepté en cas de stress extrêmes (Mugiya et Uchimura, 1989), contrairement aux autres structures telles que les écailles ou les structures osseuses.

Grâce à ces propriétés, les otolithes ont de multiples applications en biologie et jouent un rôle très important dans la gestion des pêcheries. Ils ont de nombreuses applications qui seront développées dans les paragraphes qui suivent.

Identification des espèces de poissons.

L'otolithe est depuis longtemps connu comme une pièce calcifiée qui possède une forme caractéristique de chaque espèce de poisson (Campana et Casselman, 1993; L'Abée-Lund, 1988). Cette propriété est largement utilisée en paléo-ichtyologie et pour l'identification des espèces (Nolf, 1985) et dans l'identification des proies dans les contenus digestifs (Pinkas, 1971).

Estimation de l'âge.

L'âge peut être estimé sur les otolithes à une échelle annuelle (Arneri et al., 2001; Panfili, 1993), mais également à une échelle journalière (Morales-Nin et Panfili, 2005). Par ailleurs, ces marques journalières ont permis d'établir la durée de la phase larvaire, l'âge de la métamorphose, le passage d'un habitat à un autre, la reproduction (Arai et al., 2000; De Casamajor et al., 2001; Taillebois et al., 2012).

Traceurs des migrations.

Grâce à la variation géographique de la composition de l'eau associée à l'incorporation dans l'otolithe de certains éléments selon leur disponibilité environnementale, l'otolithe peut être un traceur de migration. L'histoire migratoire des individus peut ainsi être retracée à partir de la composition élémentaire de l'otolithe ou de sa composition isotopique (Secor et al., 1995; Walther et Thorrold, 2009).

Traceurs des conditions environnementales.

Utilisation des isotopes stables de l'oxygène pour la reconstitution des conditions de température rencontrées par les poissons au cours de leur vie (Townsend et al., 1995).

Marqueurs d'individus.

Cette application a été largement utilisée lors de marquage chimique de masse. Dans le cas d'alevinage, les otolithes marqués permettent de distinguer les individus alevinés des individus sauvages (Lochet et al., 2011; Munro et al., 2009; Woodcock et al., 2011).

Indicateurs de pollution métallique.

Le dosage des éléments-traces peut aider à la reconstitution du passé environnemental lié à l'influence des activités anthropiques (Friedrich et Halden, 2011; Halden et Friedrich, 2008; Limburg et al., 2011).

Discrimination de l'origine géographique des individus.

Les signatures élémentaires et/ou isotopiques contenues dans l'otolithe, permettent de distinguer différents stocks de poissons (Correia et al., 2011; Rooker et al., 2008; Thorisson et al., 2011; Thresher, 1999).

Identification des stocks

La discrimination des stocks et des populations est l'une des questions les plus importantes dans la gestion des pêches (Begg et al., 1999; Carvalho et al., 1994). L'otolithe se caractérise par une forte variabilité morphologique qui s'est avérée être un outil utile pour la discrimination entre les stocks de poissons et les populations locales (Bolles et Begg, 2000; Castonguay et al., 1991; Merigot et al., 2007; Stransky, 2005).

De nombreuses études ont utilisé la forme de l'otolithe pour discriminer les stocks de poissons (Begg et Brown, 2000; Bolles et Begg, 2000; Campana et Casselman, 1993; Côté et al., 1980; De Vries et al., 2002; Tuset et al., 2003). Des résultats encourageants sont obtenus par cette méthode car la forme de l'otolithe est liée à la croissance de l'individu (Fox et al., 2003; Gallego et al., 1999), les deux sont extrêmement liés aux conditions environnementales vécues par le poisson (Bailey et Heath, 2001; Campana et Casselman, 1993). Par exemple, cette méthode a été utilisée avec succès pour, la séparation des stocks, de morue Atlantique (*Gadus morhua*) de la zone côtière du nord-est de la Norvège (Stransky et al., 2008b), la discrimination des stocks du rouget (*Mullus surmuletus*) dans le nord-est de l'Atlantique (Benzinou et al., 2013). Elle a aussi été utilisée pour la séparation du stock Atlantique du stock méditerranéen chez le chinchard (*Trachurus trachurus*) (Stransky et al., 2008a), et chez le balaou de l'Atlantique (*Scomberesox saurus saurus*) (Agüera et Brophy, 2011). À petite échelle, elle a été utilisée pour la séparation de trois groupes d'anchois (*E. encrasicolus*) dans les eaux tunisiennes (Messaoud et al., 2001).

Cette méthode a été combinée avec la microchimie des otolithes pour la discrimination du stock du m aigre japonais (*Argyrosomus japonicus*) (Ferguson et al., 2011a), la génétique et la morphométrie pour séparer 2 stocks d'anchois (*E. encrasicolus* et *Engraulis albidus*) dans le bassin Levantin (Karahan et al., 2014).

III.4. Analyse de forme et description du contour des otolithes

Dans cette partie, nous nous sommes intéressés à la forme des otolithes pour étudier la structure des populations d'anchois et de sardines provenant de différentes zones de la mer méditerranée et de l'atlantique. La méthodologie adoptée est la suivante :

III.4.1. Numérisation des *sagittae* (acquisition des images)

Les acquisitions des images des *sagittae* ont été réalisées avec le logiciel TNPC 5.0 (Traitement Numérique des Pièces Calcifiées, développé par le LASAA, Laboratoire de Sclérochronologie des Animaux Aquatiques, IFREMER en collaboration avec NOESIS, développeurs de logiciels d'imagerie). Ce logiciel permet de prendre des photos numériques, de les stocker sous forme de bases de données et de faire des mesures précises sur l'otolithe (Figure II.23).

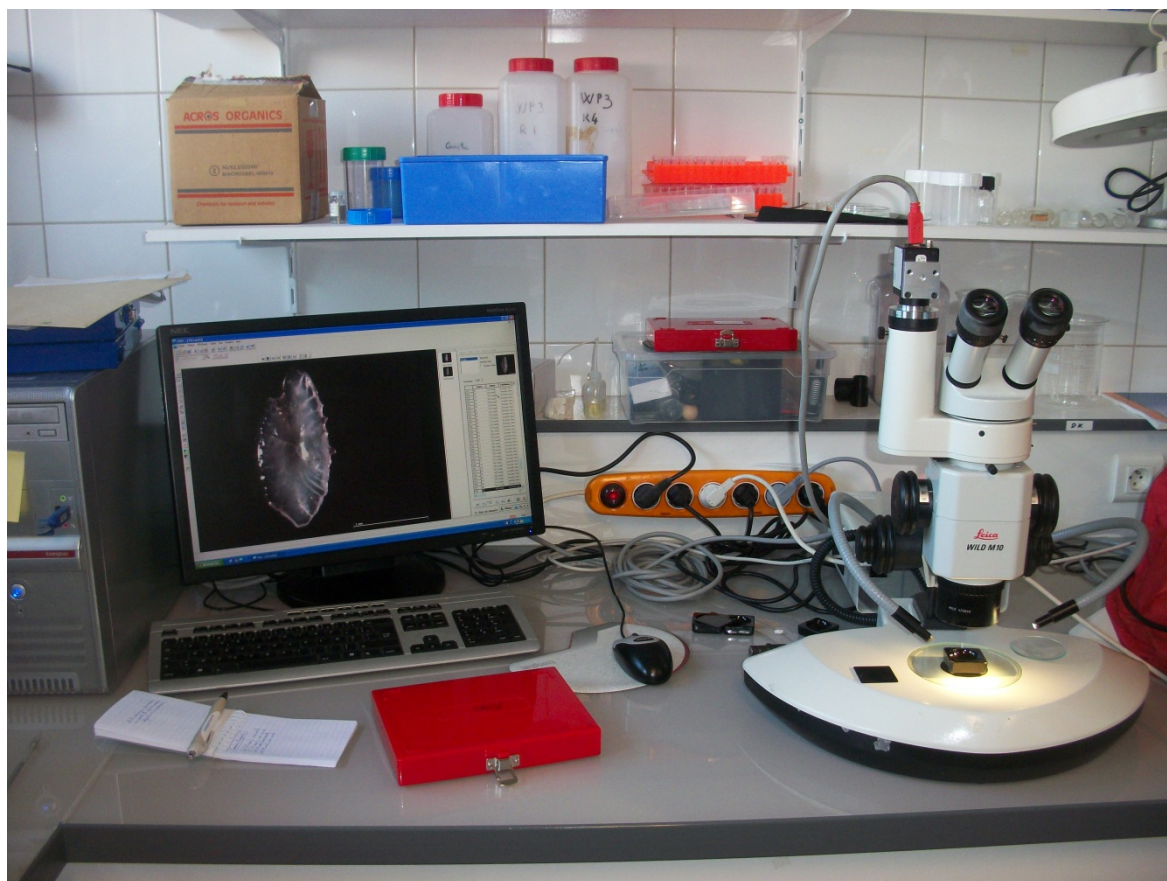


Figure II.23: Poste de travail (ordinateur, loupe binoculaire et camera). L'otolithe est photographié sur le logiciel TNPC. MREN : Laboratoire d'Océanologie et de Géoscience, LOG- Wimereux- France.

Comme les otolithes droit et gauche des poissons ronds sont symétriques, contrairement aux poissons plats (Panfili et al., 2002), et que des études préliminaires avaient montré qu'il n'y avait pas de différence significative entre le poids des *sagittae* droites et gauches (t student $p > 0,001$) des deux espèces, nous avons choisi de travailler uniquement sur les otolithes droits. Des photographies numériques ont été réalisées pour chaque otolithe droit pour tous les poissons, toutes stations confondues.

L'otolithe est placé à plat, face proximale contre une lame noire, puis observé à l'aide d'une loupe binoculaire (Leica M10) munie d'une caméra vidéo (SONY, BAUMER TX D13C) reliée à un ordinateur. Un éclairage en lumière réfléchiée par fibre optique microscopique (Intralux 5000-1) permet de régler la direction et l'intensité de la lumière afin d'obtenir une image bien claire avec le plus haut contraste possible. Ainsi, le grand contour des objets a pu être extrait manuellement sur le logiciel par la technique de seuillage d'image.

III.4.2. Descripteurs de distance et indices de forme

Les photos sont réalisées en lumière surexposée puis binarisées de façon à uniformiser l'image (Figure II.24).

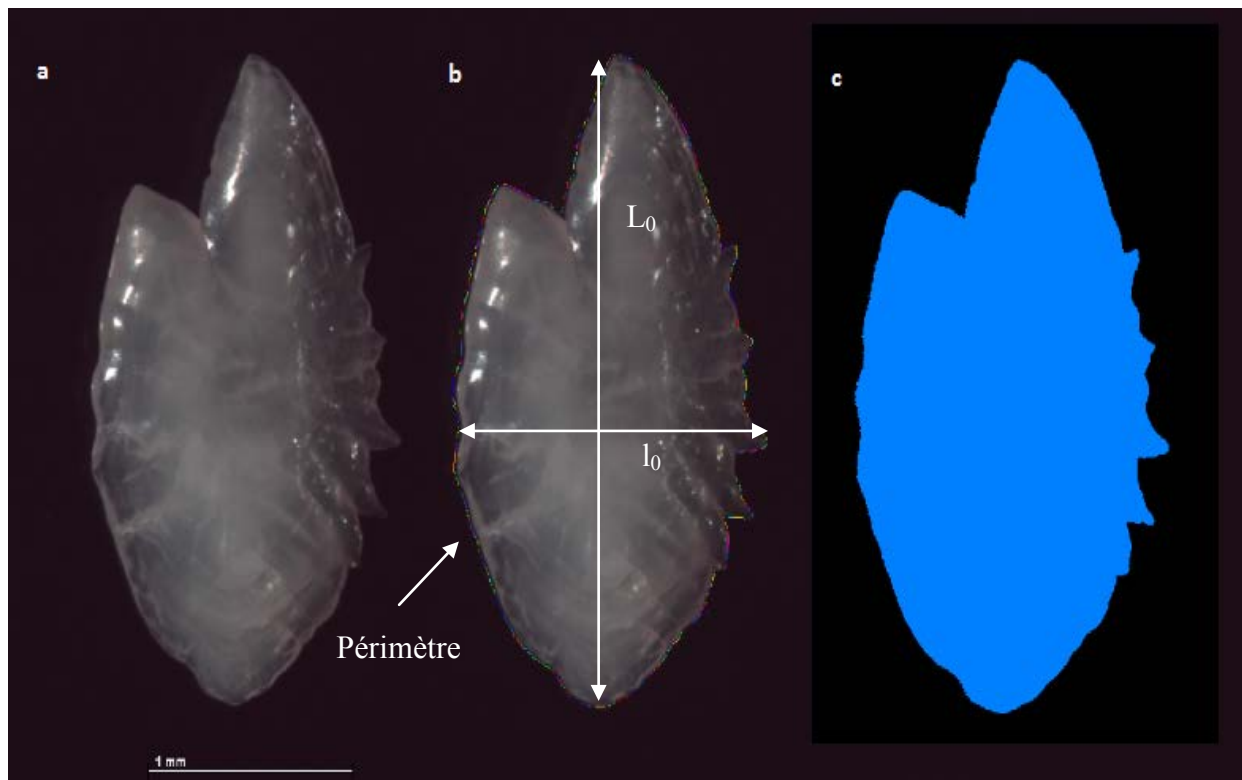


Figure II.24: Photo d'un otolithe droit d'*E. encrasicolus*, b : l'otolithe avec la ligne multicolore qui représente le périmètre, c : image binarisée de l'otolithe réalisée sur TNPC.

À partir de l'image binarisée, le logiciel calcule les descripteurs de distance :

- L_o : longueur maximale de l'otolithe,
- l_o : largeur maximale de l'otolithe,
- P_o : périmètre de l'otolithe,
- A_o : surface projetée de l'otolithe.

Les indices de forme sont calculés à partir des descripteurs de distance combinés de manières différentes (Tableau II.1) et permettent d'obtenir différentes informations sur l'otolithe (Agüera et Brophy, 2011) :

- Estiment l'irrégularité de la surface de l'otolithe,

- Donnent des informations sur la similarité des différentes caractéristiques du cercle parfait,
- Décrivent les variations de la longueur et de la largeur par rapport à l'aire,
- Indiquent les changements dans l'axe proportionnels.

Tableau II. 1 : Indices de forme calculés pour chaque otolithe à partir des différents paramètres mesurés.

Paramètres calculés	Indices de forme calculés
Aire de l'otolithe(A)	Circularité (Cir) = $\frac{P}{A^2}$
Périmètre de l'otolithe (P)	Rectangularité (Rec) = $\frac{A}{L_0 \times l_0}$
Longueur de l'otolithe (L _o)	Forme – Factor (FF) = $\frac{4\pi A}{P^2}$
Largeur de l'otolithe (l _o)	Rondeur (Rnd) = $\frac{4A}{\pi L_0^2}$
	Ellipticité (Ell) = $\frac{L_0 - l_0}{L_0 + l_0}$
	Aspect Ratio (AR) = $\frac{L_0}{l_0}$

III.4.3. Analyse du contour de la sagitta : analyse elliptique de Fourier.

La forme d'un objet (dans notre cas l'otolithe) peut être décrite numériquement par la décomposition de son contour en utilisant les séries de Fourier. Parmi les possibilités d'analyser les contours avec les séries de Fourier, l'analyse par les transformées elliptiques de Fourier est la plus répandue (Stransky et MacLellan, 2005). C'est celle que nous avons utilisée pour notre étude. Elle consiste à décrire le contour de l'otolithe sous la forme d'une fonction périodique qui s'exprime en une somme de termes d'une série trigonométrique de sinus et de cosinus.

La série trigonométrique est caractérisée par des composés appelés harmoniques (ellipses) dont les coefficients peuvent servir de variables descriptives pour la forme de l'objet. Chaque harmonique compte 4 coefficients (A, B, C et D) qui servent de variables descriptives de la forme de l'objet. L'otolithe est donc décrit par deux séries trigonométriques, x(t) et y(t), correspondant aux projections du contour sur l'axe des abscisses et des ordonnées d'un repère quelconque et d'une distance (t) mesurée le long du

contour à partir d'un point arbitraire. La transformation de Fourier est donc calculée comme suit (Kuhl et Giardina, 1982; Rohlf et Archie, 1984) :

$$X(t) = \frac{A_0}{2} + \sum_{n=1}^N (A_n \cos n\omega t + B_n \sin \omega t)$$

$$Y(t) = \frac{C_0}{2} + \sum_{n=1}^N (C_n \cos n\omega t + D_n \sin \omega t)$$

Avec :

- A_n, B_n, C_n, D_n : coefficients de Fourier à la $n^{\text{ième}}$ harmonique
- $\omega = 2\pi/t$
- t : distance de l'arc mesuré le long du contour à partir d'un point de départ arbitraire. $t \in [0, T]$, T étant le périmètre du contour fermé. T est aussi la période.
- n : nombre d'harmoniques
- N : nombre total d'harmoniques utilisés pour approcher $X(t)$

Pour la fonction $x(t)$ correspondant à la projection du contour sur l'axe des abscisses, on calcule les deux coefficients de Fourier A_n et B_n :

$$A_n = \frac{T}{2n^2\pi^2} \sum_{k=1}^k \frac{\Delta x_k}{\Delta t_k} \left(\cos \frac{2n\pi t_k}{T} - \cos \frac{2n\pi t_{k-1}}{T} \right)$$

$$B_n = \frac{T}{2n^2\pi^2} \sum_{k=1}^k \frac{\Delta x_k}{\Delta t_k} \left(\sin \frac{2n\pi t_k}{T} - \sin \frac{2n\pi t_{k-1}}{T} \right)$$

- k : nombre de points du contour (indexé par p)
- Δx_p : déplacement sur l'axe des abscisses du contour entre les points $p-1$ et p
- Δt_p : longueur du segment linéaire compris entre les points $p-1$ et p
- t_p : somme cumulée des longueurs de segments Δt_p

Les coefficients C_n et D_n sont calculés de la même façon pour la fonction $y(t)$ correspondant à la projection du contour sur l'axe des ordonnées. La transformée de Fourier permet donc de calculer à partir d'un contour fermé à k points, 4 coefficients par harmoniques (A_n et B_n pour l'axe des abscisses, et C_n et D_n pour l'axe des ordonnées). Le principe de la transformée de Fourier est résumé par la Figure II.25.

En suivant la procédure inverse de celle utilisée pour calculer les coefficients A_n, B_n, C_n et D_n de Fourier, il est possible de recalculer les k coordonnées des k points d'un contour à partir de ces coefficients. C'est la transformée inverse de Fourier. C'est une propriété

intéressante de l'analyse de Fourier qui permet de contrôler, pour un nombre d'harmoniques donné, la qualité de l'approximation du contour réel par le contour calculé. (Giardina et Kuhl, 1997) ont montré que chaque harmonique décrit une ellipse. La reconstruction du contour par les harmoniques d'ordre croissant peut ainsi être visualisée comme étant le déplacement net d'un point autour d'une superposition d'ellipses orthogonales et de plus en plus petites.

La qualité de reconstruction d'un contour peut être jugée grâce au contour redessiné par l'analyse inverse de Fourier. Cette méthode visuelle peut être complétée par la puissance de Fourier (Crampton, 1995). Le calcul simple permet de déterminer le nombre d'harmoniques nécessaires pour approcher le plus fidèlement possible le contour original de la *sagitta*. À l'aide d'un graphique, il devient possible de détecter l'harmonique à partir de laquelle 99,99% de la puissance totale est atteinte.

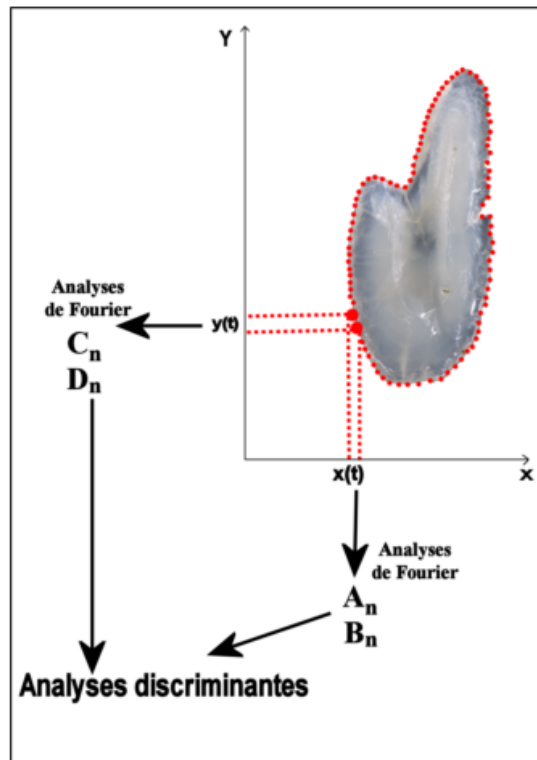


Figure II.25: Schématisation des résultats attendus par l'utilisation de la transformée de Fourier sur un contour fermé à k points.

Le calcul de la puissance de Fourier à la $n^{\text{ième}}$ harmonique (PF $_n$) s'effectue comme suit :

$$PF_n = \frac{An^2 + Bn^2 + Cn^2 + Dn^2}{2}$$

Où A_n , B_n , C_n et D_n sont les coefficients elliptiques de Fourier calculés à la n. harmonique.

Pour décrire les *sagittae* des poissons capturés dans le cadre de ce travail, la puissance de Fourier a été appliquée à tous les otolithes des différents sites et ceci en fixant premièrement le nombre d'harmoniques à 20. La puissance de la moyenne de Fourier cumulée a ensuite été calculée pour fixer le nombre d'harmoniques. Le seuil de 99,99% de la puissance totale a été choisi pour déterminer le nombre d'harmoniques nécessaire (Pothin et al., 2006) (Figure II.26). Dans cette étude 13 harmoniques qui décrivent la forme totale de l'otolithe ont été retenues (Figure II.27 et Figure II.28), chacune est caractérisée par 4 variables donc 52 variables au total. Au préalable, les coefficients A_0 et C_0 (coordonnées du barycentre des *sagittae* n'apportant aucune information) et ceux de la première harmonique (A_1 , B_1 , C_1 et D_1), qui n'est qu'une simple ellipse contribuant très peu à la définition du contour sont éliminés de l'analyse (Merigot et al., 2007; Neves et al., 2011). Alors au total 48 variables ($52-4=48$) sont utilisées dans l'analyse. La détermination du nombre d'harmoniques et la détermination des coefficients de Fourier est faite grâce au logiciel SHAPE 1.3 (Iwata et Ukai, 2002).

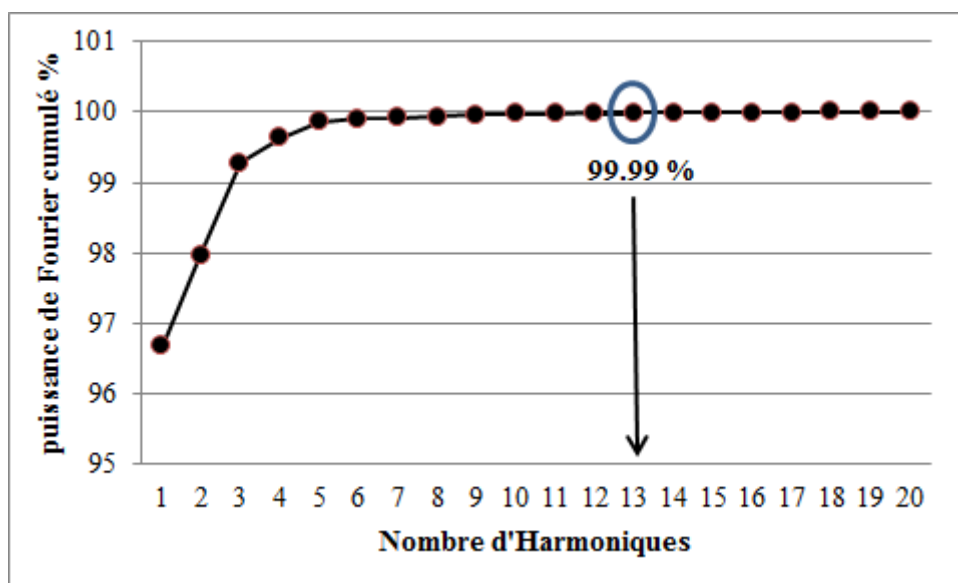


Figure II.26: Variations de la moyenne des pourcentages cumulés de la puissance de Fourier par rapport au nombre d'harmoniques décrivant la forme des otolithes de la sardine et de l'anchois.

Les coefficients de Fourier sont utilisés comme descripteurs de la forme dans les analyses multivariées. Les analyses multivariées utilisées pour différencier ou pas nos individus provenant des différentes régions de la Méditerranée et de l'Atlantique sont des analyses discriminantes réalisées à l'aide du logiciel XLSTAT. Les analyses discriminantes font partie des méthodes d'ordination en espace réduit. L'analyse discriminante sépare des groupes connus d'objets (chaque région est assignée à un groupe ; dans notre cas chaque site est assigné à une région) en maximisant les différences intergroupe tout en minimisant les différences intra-groupe. La qualité de la discrimination se mesure par la valeur du lambda de Wilk's qui est le rapport entre la variance intra-groupe et la variance intergroupe (ou totale). De ce fait, la discrimination entre les groupes est meilleure lorsque la variance totale est grande alors que la variance intra-groupe est la plus faible possible. Le lambda de Wilk's est compris entre 0 (maximum de discrimination) et 1 (pas de discrimination entre les groupes).

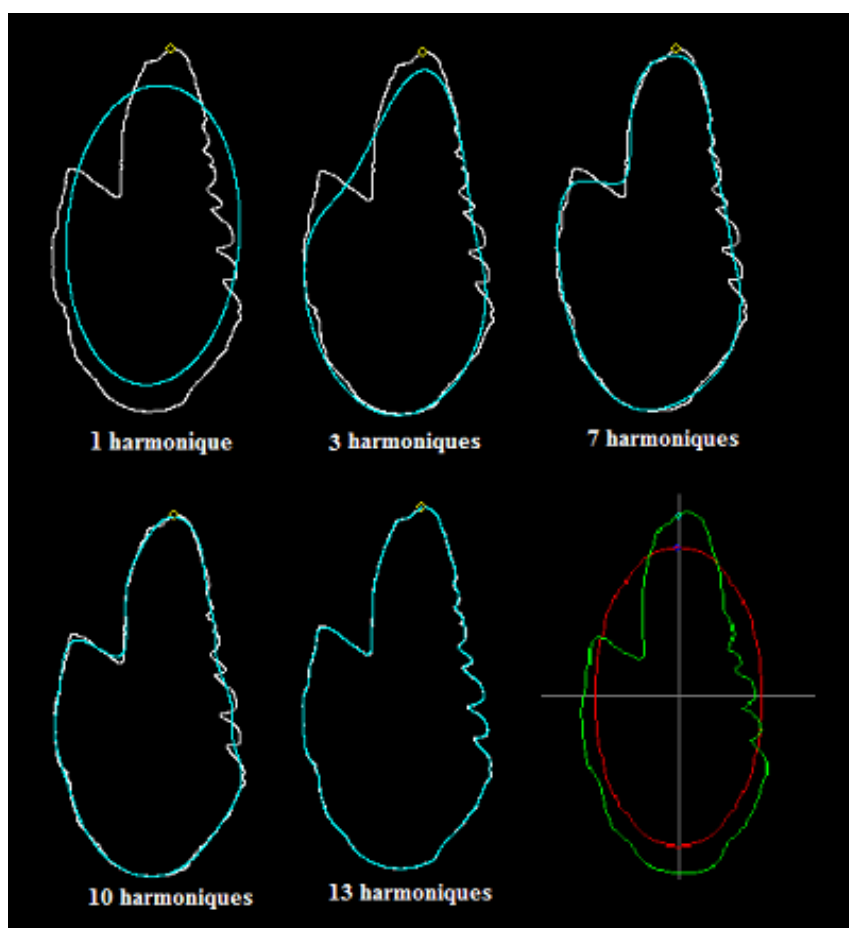


Figure II.27: Reconstitution des contours d'un otolithe de sardine : contour reconstruit par les coefficients de Fourier à n harmonique.

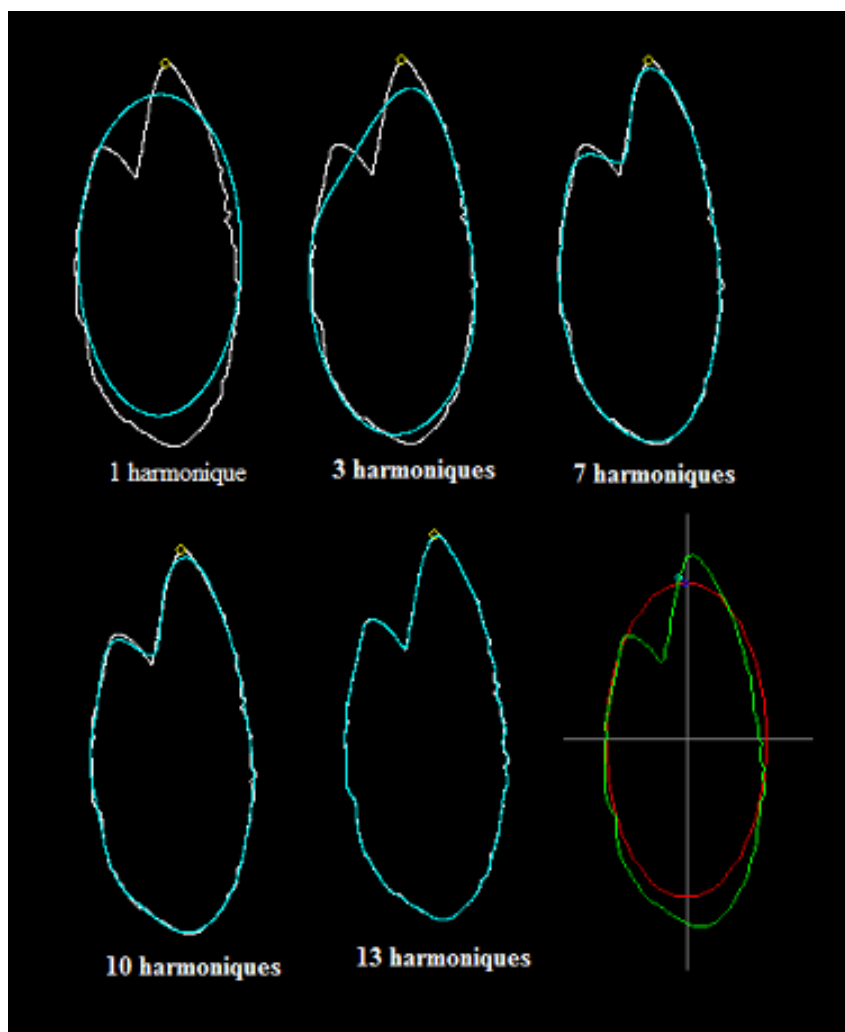


Figure II.28: Reconstitution des contours d'un otolithe droit d'anchois : contour reconstruit par les coefficients de Fourier à n harmonique.

III.4.4. Normalisation et analyses statistiques appliquées

Des analyses discriminantes (analyses canoniques discriminantes) ont été appliquées à partir des coefficients de Fourier pour différencier les sites, mettre en évidence l'appartenance d'un échantillon à un groupe prédéfini ainsi que pour comparer les différents groupes d'otolithes des deux espèces d'anchois et de sardine.

L'analyse discriminante fait partie des méthodes "sous contrainte" à base de calculs matriciels, où l'objectif est de trouver les combinaisons linéaires des descripteurs qui maximisent la variance intergroupe et minimisent la variance intra-groupe (Gonzalez-Salas et Lenfant, 2007). Dans cette étude, les *sagittae* sont caractérisées par des variables quantitatives (coefficients de Fourier) qui ont été associées à un deuxième jeu de variables

qui indique les différents sites de provenance des poissons. Ce dernier (représentant la contrainte) est constitué d'un unique descripteur qualitatif (régions).

La qualité de la discrimination a été évaluée dans toutes les analyses par le λ de Wilk's. Il s'agit d'un scalaire variant entre 0 et 1 : plus il est proche de 0, meilleure est la discrimination (Mérigot et al., 2006).

Les distances euclidiennes (d) entre les barycentres des différents groupes ont été calculées afin d'évaluer la dissimilarité entre les groupes, tandis que le taux de reclassement des individus dans les groupes prédéfinis a été déterminé par le test de validation croisée de jack-knife (Mérigot et al., 2006; Stransky et al., 2008b). Les otolithes moyens correspondant à chaque région ont été tracés et comparés entre eux pour mettre en évidence la zone de variabilité exprimée sur le contour de l'otolithe.

III.4.5. Synthèse des informations sur les poissons utilisés pour l'analyse de forme de l'otolithe.

Au total, 1079 otolithes de sardines et 1516 otolithes d'anchois ont été analysés lors de cette thèse pour l'étude de la forme de l'otolithe. Les poissons proviennent de différentes localités géographiques. Le nombre d'otolithes analysé pour chaque site est présenté dans le Tableau II.2.

Tableau II.2 : Récapitulatif des différentes régions d'échantillonnages, les zones de pêche, le nombre d'otolithe et la moyenne de la taille des poissons. E ; *Engraulis encrasicolus*, S ; *Sardina pilchardus*.

Région	Pays	Zone de pêche	Zone géographique	Espèces	TL moyenne (cm) ± SD	n Otoliths	
Atlantique Nord-est	France	Ivc	Mer du Nord	E	11.8 ± 0.531	30	
		VIIId	Manche	S	11,12 ± 1,09	55	
				E	11,4 ± 0.955	47	
		VIII	Golfe du Gascogne	S	19.8 ± 1.278	48	
	Portugal	IX	Aveiro	S	20.85 ± 1	86	
			Golfe du Cadiz	E	12.2 ± 0.543	127	
Atlantique Est	Maroc	1.11	Casablanca	S	18.2 ± 1.025	22	
				E	23.1± 1.086	56	
	Maroc	1.32	Nord Cap Blanc	S	15.85 ± 0.724	53	
				Mauritanie	Sud Cap Blanc	E	12.59 ± 0.641
Mer d'Alboran	Maroc	3	Nador	E	11.97 ± 0.955	36	
				S	12.6 ± 0.946	77	
	Bassin Algéro-provençal	Algérie	4	Ghazaouet	E	14.7 ± 0.732	82
				Bénisaf	E	13.2 ± 1.756	259
Bénisaf				E	12.3 ± 2.213	167	
Annaba				S	13.75 ± 1.213	95	
Annaba				E	12.2 ± 1.241	174	
Annaba				S	13.75 ± 1.397	101	
Golfe de Gabès	Tunisie	14	Mahdia	E	13.7 ± 1.615	363	
				S	13.75 ± 1.434	197	
Bassin Levantin	Liban	27	Beyrouth	S	15.25 ± 1.535	119	
			Beyrouth	E	9.8 ± 0.53	17	
Mer Marmara	Turquie	28	Istanboul	S	12,14 ± 0,26	17	
			Istanboul	E	11.3 ± 0.918	99	
Mer Eagée	Grèce	22	Kavala	E	12.35 ± 0.868	62	
			Kavala	S	11.9 ± 0.619	41	
Golfe du Lion	France	7	Marseille	E	14.31 ± 1.070	40	
			Marseille	S	9.8 ± 0.561	49	
Mer Catalane	Espagne	6	Blanes	S	10.65 ± 0.541	49	
			Blanes	E	9.9 ± 0.821	53	
				S	14.45 ± 0.741	53	

IV. Régime alimentaire des anchois et des sardines.

IV.1. protocole d'étude

La première partie du protocole a été effectuée dans les laboratoires ayant identifié les sardines et les anchois pêchés. Un numéro a été attribué à chaque poisson, puis ils ont été mesurés. La mesure prise ici est la longueur totale (L_T , en cm). Les estomacs sont ensuite extraits, puis placés dans des tubes contenant de l'éthanol. Puisque la digestion chez les poissons continus après la mort, une bonne fixation des contenus stomacaux est essentielle.

Chez de nombreux clupéidés, il existe une variation ontogénétique, c'est-à-dire un changement important entre le régime alimentaire du juvénile et de l'adulte. Notre étude porte sur le régime alimentaire des adultes exclusivement. Nous avons donc sélectionné uniquement des gammes de tailles supérieures à 10 cm à la fois pour chaque espèce et pour chaque station.

Avant l'ouverture de l'estomac, nous avons enlevé tout ce qui pourrait être accroché à la paroi externe de l'estomac, c'est-à-dire les tissus adipeux, ou d'autres organes. Un indice de remplissage leur est attribué en se basant sur le degré de tension de la paroi stomacale. Il y a plusieurs degrés de remplissage ; 0 (vide), 1/4, 2/4, 3/4, 4/4 (plein). En raison de la taille et du remplissage élevé de certains estomacs, le fractionnement était nécessaire (Figure II.29)

L'estomac est incisé au niveau de l'œsophage et découpé tout en long. Les contenus sont extraits à l'aide d'une pince lancéolée et dilués à l'eau distillée. Les proies sont identifiées jusqu'au groupe à l'aide de clés de détermination (Larink et Westheide, 2011; Rose, 1933; Trégouboff et Rose, 1957). Pour faciliter le comptage et limiter les erreurs, les contenus dilués sont déversés et comptés dans une cuve de Dollfus. Les individus de chaque groupe sont dénombrés pour chaque estomac analysé et l'espèce de copépode dominante est précisée. On a pris également soin de noter la présence de détritus tels que les filaments de plastique et les petits-fils de filets de pêche. En effet, le phénomène de la pollution par les microplastiques est de plus en plus inquiétant et c'est pourquoi nous avons voulu au travers de cette étude, même si elle n'est pas dédiée à cela, évaluer et comparer, entre les espèces, les régions et les saisons, le taux d'ingestion des débris plastiques.

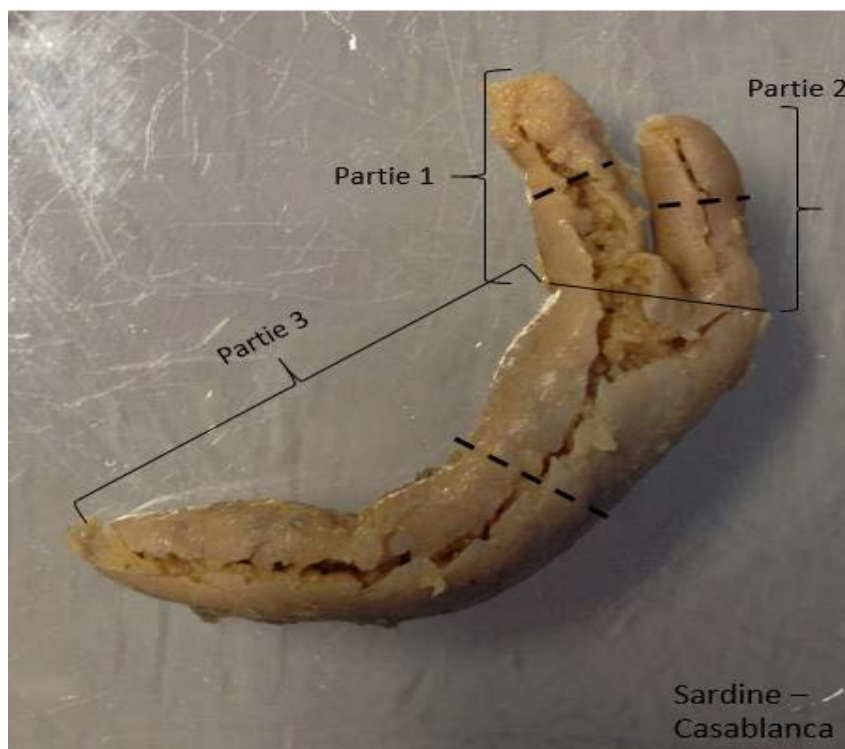


Figure II.29: Estomac disséqué, prêt à être fractionné (la moitié de chaque partie sera prélevée).

IV.2. Exploitation des données

Différents indices sont calculés pour analyser l'intensité de l'alimentation, la diversité des proies ou encore la contribution des différents groupes de proies dans le régime des poissons issus des différentes zones échantillonnées. Cela permettra par la suite de comparer les sites entre eux. Les observations des variations des paramètres environnementaux, notamment en ce qui concerne la concentration en chlorophylle *a* (comme proxy de la productivité biologique planctonique) ont été obtenus grâce aux données satellitaires que nous avons traitées.

IV.2.1. Intensité de l'alimentation

Une estimation de l'intensité de l'alimentation est calculée par le biais du coefficient de vacuité (CV) de l'estomac. Il permet d'analyser l'intensité de l'activité alimentaire et correspond au pourcentage d'estomacs vides (EV) par rapport au nombre total (NT) d'estomacs analysés.

$$CV = \frac{EV}{NT} \times 100$$

IV.2.2. indices alimentaires

Fréquence d'occurrence (O%)

Cet indice nous permet de connaître l'importance de chaque groupe de proies dans le régime alimentaire, et indique aussi les préférences alimentaires de l'espèce. Il est calculé comme le nombre d'estomacs contenant une proie i rapporté au nombre d'estomacs pleins examinés, le tout exprimé en pourcentage:

$$O\% = \frac{n}{N} \times 100$$

Avec n = nombre d'estomacs contenant la proie i , et N = nombre d'estomacs pleins examinés.

Selon Sorbe (1972) les groupes de proies sont classés en trois catégories :

- O% supérieur ou égal à 50% : proies préférentielles ; elles définissent globalement le type de régime alimentaire, et peuvent satisfaire en totalité les besoins énergétiques de l'espèce étudiée.
- O% compris entre 10 et 50% : les proies sont secondaires et représentent un substitut alimentaire, lorsque la proie principale fait défaut.
- O% inférieur ou égal à 10% : les proies sont accidentelles et n'ont pas de signification précise dans le régime alimentaire.

Fréquence Numérique (N%)

La fréquence numérique est particulièrement bien adaptée à la description du régime alimentaire des espèces planctonivores, dans l'estomac desquelles le zooplancton (globalement de taille homogène) peut être dénombré assez facilement.

Par contre, cette méthode est limitée dans l'étude du régime alimentaire des carnivores, qui peuvent ingérer des proies en quantité et en taille très variées. Elle est calculée comme le rapport entre le nombre d'individus d'une proie spécifique et le nombre de proies ingérées au total, exprimé en pourcentage :

$$N\% = \frac{n}{N} \times 100$$

Avec n comme étant le nombre d'individus d'une proie i , et N le nombre total de proies ingérées.

Indice d'importance relative (IRI)

L'indice d'importance relative (IRI) exprime l'importance de chaque proie dans la composition du régime alimentaire. Il permet de classer les proies par ordre de leur contribution au régime alimentaire. Il est utilisé sans prendre en compte la masse des proies (Morote et al., 2010).

$$IRI = N\% \times O\%$$

$$\Sigma IRI = \sum N\% \times O\%$$

$$IRI\% = \frac{IRI}{\Sigma IRI} \times 100$$

Avec N% et O% qui sont respectivement la fréquence numérique et d'occurrence de chaque type de proie.

IV.2.3. Analyse des données

Les contenus stomacaux des anchois et des sardines ont été étudiés et comparés d'une part à l'aide de la méthode graphique de Costello et d'autre part grâce aux analyses multivariées, qui permettent de traiter les catégories de proies comme des variables séparées, pour ainsi tester les différences de régime alimentaire entre les sites à partir des proportions de proies présentes dans les contenus (Cortés, 1997).

Graphique de Costello

Le diagramme de (Costello, 1990) montre les relations entre la fréquence d'occurrence O% (en abscisse) et la fréquence numérique des proies N% (en ordonnée). Dans cette étude, on a utilisé le diagramme de Costello modifié par (Amundsen et al., 1996). Il permet, selon deux axes (Figure II.30) de caractériser la stratégie alimentaire de l'espèce étudiée, ainsi que l'importance des proies ingérées. Il montre la relation entre l'abondance spécifique (Pi%) de la proie et sa fréquence d'occurrence (O%).

$$Pi = (\Sigma Si / \Sigma St) 100$$

Avec Pi l'abondance spécifique de la proie i, Si le nombre de proies i dans les estomacs analysés et St, nombre total des proies dans les estomacs contenant la proie i.

Les proies de plus grande importance dans le régime alimentaire se situeront en haut à droite du graphique ($Pi\%$ et $O\%$ élevés), tandis que les proies accidentelles se situeront en bas à gauche ($Pi\%$ et $O\%$ faibles).

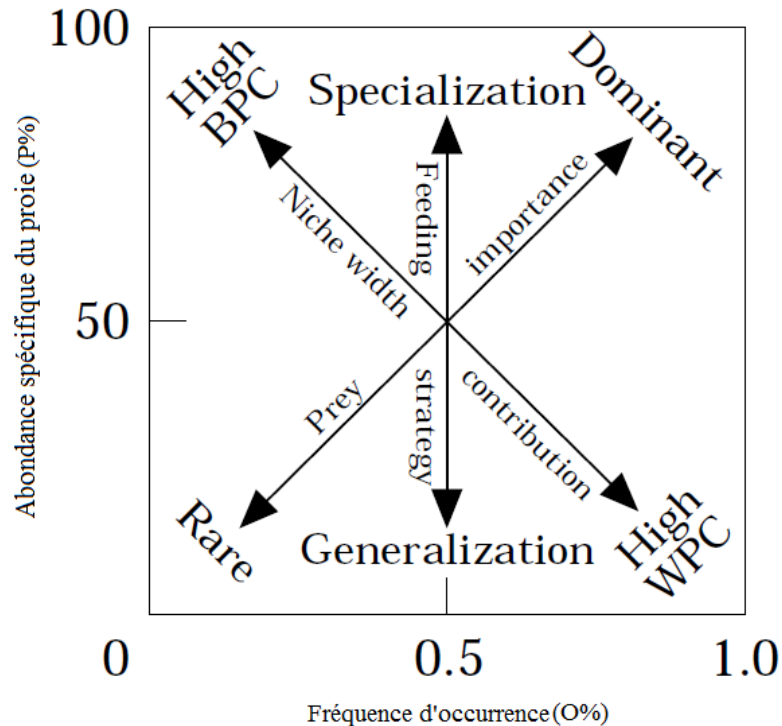


Figure II.30: Représentation graphique du diagramme de Costello modifié par (Amundsen et al., 1996), qui montre l'importance de la position des proies sur le graphe.

Non-metric Multi-Dimensional scaling (nMDS)

Le positionnement multidimensionnel permet de visualiser le niveau de similarité entre plusieurs objets dans un espace à n dimensions. Plus les objets sont similaires, plus ils sont placés à proximité les uns des autres. Plus l'on choisit un nombre réduit de dimensions, plus les positions relatives des groupes sont déformées. On estime cette distorsion par le «Stress de Kruskal», qui prévoit globalement qu'au-dessous de 0.1 la représentation est excellente, qu'entre 0.1 et 0.25 elle est satisfaisante, qu'entre 0.25 et 0.5 elle est médiocre, et qu'au-dessus de 0.5, elle est inacceptable.

Classification hiérarchique ascendante (CHA)

Cette méthode permet de regrouper des objets similaires entre eux. Ici, n stations seront réparties selon p variables, en groupe aussi homogène que possible. La construction de la CAH repose sur des calculs de distance entre les stations deux-à-deux, regroupées dans une

matrice. Cette méthode permet de regrouper des objets similaires entre eux. De même, plusieurs indices d'agglomération peuvent être utilisés, et nous avons choisi la méthode du "Group average", qui permet d'obtenir une CAH de meilleure qualité qu'en lien simple ou complet. Ces deux dernières méthodes ne comparent les similarités qu'entre deux stations lors de la création du CAH, tandis que le "Group average" se base sur la moyenne des similarités intra- et intergroupe.

Tests statistiques

ANOSIM (ANALYSIS OF SIMILARITY).

L'ANOSIM est une analyse de similitude. Elle fonctionne en utilisant une matrice de ressemblance utilisant la mesure de similarité de Bray-Curtis. Des groupes doivent au préalable avoir été formés (souvent sur la base des regroupements de la CAH). L'hypothèse nulle testée, est qu'il n'y a aucune différence entre le régime alimentaire de l'espèce de différents groupes. Un R global ($0 < R < 1$) nous est donné ; plus il est proche de 1, plus les groupes formés diffèrent. Le p global qui lui est associé montre s'il y a une différence entre les groupes ou pas.

SIMPER (SIMILARITY PERCENTAGES)

Le SIMPER utilise lui aussi les groupe formés précédemment. Il donne les pourcentages de similarité intra-groupes, et de dissimilarité intergroupe, livrant les espèces de proies qui contribuent le plus à cette dissemblance.

Analyse factorielle des correspondances (AFC)

L'AFC est une méthode graphique qui vise à rassembler la plus grande partie de l'information initiale en un nombre réduit de dimensions. Le premier axe est celui qui explique le maximum de variance, puis le deuxième, etc. Souvent, on utilise un plan formé par les deux premiers axes, croisés de façon orthogonale. L'AFC permet aussi de représenter dans un même plan les informations contenues dans un tableau de contingence dont les lignes représentent les sites, et les colonnes représentent les espèces. L'interprétation de ce graphique se fait en termes de proximité entre les stations et les espèces.

La plupart des analyses statistiques (CAH, MDS, ANOSIM, SIMPER) ont été réalisées sur Primer 6. Les AFC ont été effectués avec XLStat. Les indices alimentaires et les graphiques de Costello ont été réalisés sur Excel 2013 et Origine-Pro8.

Chapitre III

**Structuration des populations et des stocks de sardines et
d'anchois**

III.1. Population structure of the European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the SW Mediterranean Sea, and the Atlantic Ocean: evidence from otolith shape analysis

Mahmoud Bacha^a, Sharif Jemaa^{a,b}, Azzedine Hamitouche^a, Khalef Rabhi^a,
Rachid Amara^a.

^a Université du Littoral Côte d'Opale, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, UMR
8187 CNRS, 32 avenue Foch, 62930 Wimereux, France

^b Conseil National des Recherches Scientifiques, Centre National des Sciences Marines, B.P.
534, Batroun, Liban.

Published in ICES journal of Marine Science

Bacha, M., Jemaa, S., Hamitouche, A., Rabhi, K., Amara, R., 2014. Population structure of the European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the SW Mediterranean Sea, and the Atlantic Ocean: evidence from otolith shape analysis. ICES Journal of Marine Sciences, doi: 10.1093/icesjms/fsu097.

Abstract

Understanding the influence of oceanographic features on the structure of fish population is of fundamental importance to population dynamics studies and fisheries management. The European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) exhibits a complex population structure which has produced conflicting results in previous genetic studies. This study examines the variability in shape of the anchovy's otolith as a tool for identifying different stocks, and investigates the effects of oceanographic features on population structure. Anchovies were analyzed from seven locations in the SW Mediterranean Sea and Atlantic Ocean along the northwestern African (Morocco) and Portuguese (Bay of Cadiz) coasts. A combination of otolith shape indices and elliptic Fourier descriptors were investigated by multivariate statistical procedures. Within the studied area, three distinct anchovy stocks were identified: the Algero-Provençal Basin; the southern Alboran Sea; and the Atlantic Ocean (Morocco and Gulf of Cadiz). The separation of these stocks, which were supported by nonparametric discriminant analysis with a percentage of well-classified individuals $> 77\%$, seemed to be linked to oceanographic features. Shape variability of anchovy otoliths was associated with the presence of the Almeria-Oran front, and the strait of Gibraltar. The Alboran stock was distinct from the Algero-Provençal Basin and from the closest Atlantic stocks (Gulf of Cadiz or Atlantic coast of Morocco). Results are discussed and compared with those previously obtained by genetic studies. This study support the efficiency of otolith shape analysis for the stock identification of anchovy, and highlight the role of oceanographic features in stock separation.

Keywords: Anchovy, otolith, shape analysis, stock identification, Almeria—Oran front, Mediterranean, Atlantic.

Introduction

In the marine environment, high genetic homogeneity is expected across vast areas, as gene flow is assumed to occur over large geographic scales due to the lack of obvious barriers to dispersal, and to the existence of pelagic larvae in many species (Graves, 1998; Waples, 1998). However, oceanographic features such as currents, fronts, and upwelling cells have been recognised as possible factors driving population differentiation within species. The high dispersive capabilities of a marine organism do not necessarily translate into high levels of realized gene flow (Waples, 1998). For example, recent studies indicate that oceanographic processes and barriers to dispersal may greatly influence, or even determine, the connectivity of marine fish populations (Bembo et al., 1996b; Galarza et al., 2009; Patarnello et al., 2007). Determining the influence of hydrographic features on population structure and connectivity remains a major challenge for marine ecologists and fisheries biologist. Few fish species form single homogeneous populations, and these are often composed of discrete stocks. Each of these stocks may have unique demographic properties and responses to exploitation, which should be managed separately to ensure sustainable fishery benefits and efficient conservation (Begg and Brown, 2000; Neves et al., 2011; Stransky et al., 2008b) as recommended in the portfolio approach (Schindler et al., 2010). Therefore, stock identification is of crucial importance in fishery science and management, and understanding the population dynamics of a species in an ecological sense (Cadrin et al., 2005; Cardinale et al., 2004)

The study of the morphological and chemical characteristics of otoliths has recently been put forward as an efficient tool for fish stock identification (Campana and Neilson, 1985; Ferguson et al., 2011b). Otolith shape is markedly species specific, and often varies geographically within species in relation to environmental factors (Cardinale et al., 2004; Stransky et al., 2008b). Otolith shape analysis has been proven a useful tool for spatial and temporal discrimination of stocks (Agüera and Brophy, 2011; Campana and Casselman, 1993; Castonguay et al., 1991), including pelagic species (e.g. (Burke et al., 2008)).

The European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, is a small pelagic coastal marine fish, forming large schools, largely spread from the North Sea to central Africa, including the entire Mediterranean basin. This species represents an important fisheries and economic activity for the countries bordering the Mediterranean Sea (Leonart and Maynou, 2002). Due to its market value, production, and wide distribution in several Mediterranean countries,

anchovy is a major shared resource in the region. Attempts to differentiate populations and stocks date from the 1920s (e.g. (Alexandrov, 1927; Fage, 1920a), yet stock structure of the Mediterranean anchovy is not clear. Given its fragility, tagging and tracking its movement is not possible, making the study of its migration and population structure difficult. Several conflicting studies have attempted to understand the genetic structure of this species, characterized by high gene flow (e.g. (Bembo et al., 1996b; Borsa, 2002; Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Sanz et al., 2008; Viñas et al., 2013a). More recently, studies have revealed a complex population structure in the Mediterranean Sea and Northeast Atlantic Ocean (Viñas et al., 2013a; Zarraonaindia et al., 2012).

In the Mediterranean Sea, European anchovy stocks are fully exploited, or overexploited (CGPM, 2012). In the context of rational management, there is a need for a better identification of stock units to prevent loss of some of them, and maintain high diversity and the overall resilience to fishery and other pressures (Hilborn et al., 2003; Schindler et al., 2010). While the knowledge of anchovy fisheries and population structure is relatively rich for the northern Mediterranean zones (e.g. (Palomera et al., 2007; Perterra and Leonart, 1996)), very few studies have been conducted in the southern Mediterranean regions (e.g. (Bouchenak-Khelladi et al., 2008)).

The aim of this study was to analyze the effects of oceanographic features on the population structure of European anchovy. Geographic variation in anchovy's otolith shapes were investigated in the southwestern part of Mediterranean Sea (Alboran Sea and the Algero-Provençal Basin), and in the Atlantic along the northwestern African (Morocco) and Portuguese (Bay of Cadiz) coasts, in relation to oceanographic features. The western Mediterranean Sea is an ideal study area because it is characterized from an oceanographic point of view by a complex circulation scheme (Millot, 1985; Tintoré et al., 1988), and the presence of the Strait of Gibraltar. The existence of the quasi-permanent Almeria-Oran Front (AOF), which is the major oceanographic discontinuity in the western Mediterranean Sea, induces different environmental conditions between the Alboran Sea and the Algero-Provençal Basin (Tintoré et al., 1988). Because these hydrographic features may act as barriers to fish dispersal and migration, the hypothesis that the stocks may develop under different environmental conditions which in turn influence the otolith shape was tested.

Material and methods

Study area and fish sampling

Anchovy samples were obtained from the southwestern part of the Mediterranean Sea at two locations along the Algero-provençal Basin (Béjaia and Annaba), and three in the Alboran Sea (Benisaf, Ghazaouet, and Nador), and from the Atlantic ocean along the northwestern African (Morocco) and Portuguese coasts (Bay of Cadiz). (Sampling details are summarized in Table III.1 and Figure III.1).

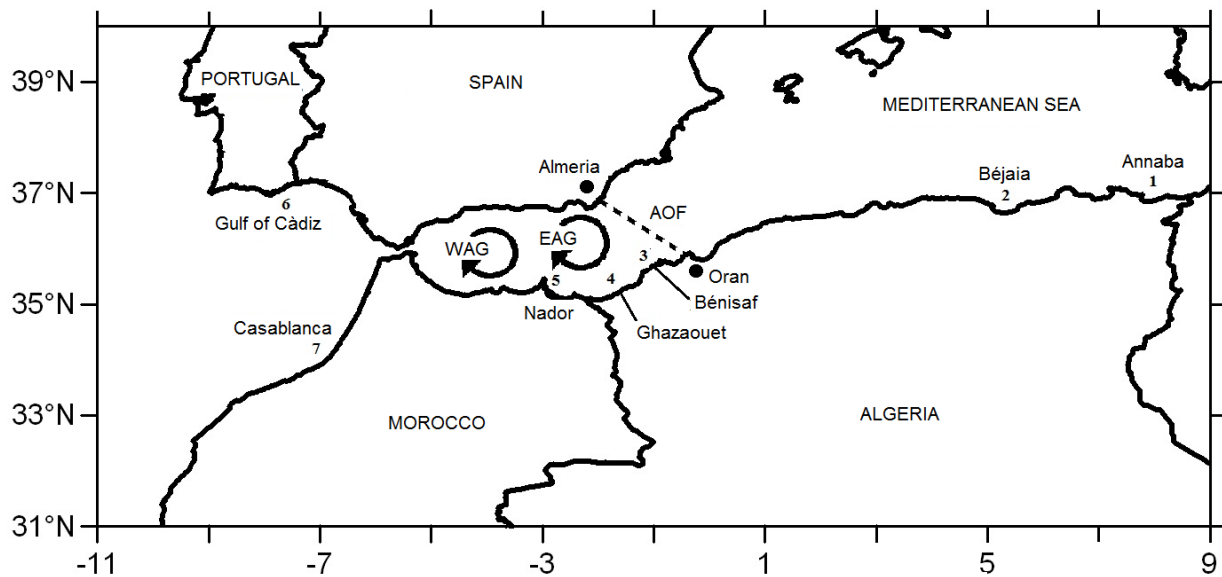


Figure III.1 : Map of the seven locations where *E. encrasicolus* individuals were sampled. The circulation in the Alboran Sea, and location of the Almeria- Oran Front (AOF) are shown (EAG = east Alboran gyre, WAG = west Alboran gyre).

In the laboratory, the fish were measured (total length TL, mm) to the nearest 1 mm, sexed (when possible), and weighed (total weigh W, g) with a precision of 0.1 g. Sagital otoliths were then extracted through the gills. After washing and cleaning in distilled water, they were dried in the ambient air. From fish ranging from 11 to 17.5 cm TL, a total of 1059 left otoliths (not showing any clear distortion or damage) were used in this study.

Table III.1 : Sample locations, anchovy sizes, and number of otoliths analyzed.

Area code	Area name	Body size range (cm)	Mean body size	No. of otoliths used for shape analyses
1	Annaba	11-15.3	12.29	119
2	Béjaia	11-17.5	13.18	326
3	Bénisaf	11-16.7	14.13	131
4	Ghazaouet	11-16.8	14.06	230
5	Nador	11-15.0	12.95	74
6	Gulf of Cadiz	11-13.4	12.17	125
7	Casablanca	11-15.5	12.9	54

Image and shape analysis

For image analysis, the otoliths were placed on a microscope slide with the sulcus facing downwards and the rostrum always pointing in the same direction (upwards). This was done to minimize distortion errors within the normalisation process. The otolith outlines were digitised using an image analysis system consisting of a high resolution Sony video camera connected to an optical microscope. The microscope magnification was adjusted to the size of the otoliths to ensure as high resolution as possible, varying between 16× and 18×. High contrast video images were obtained using transmitted light, producing dark two-dimensional objects with a bright background. The digitized image was then analyzed using image analysis software (TNPC 5.0, NOESIS) to measure its area (Ao), perimeter (Po), maximum length (Lo) and maximum width (Wo). Otolith shape indices, including circularity, ellipticity, rectangularity, form-factor, roundness, and aspect ratio were then calculated (Table III.2) (Tuset et al., 2003).

The method of elliptic Fourier descriptors was used in accordance with the procedures suggested by Kuhl and Giardina (1982), and calculated with Shape software (Iwata and Ukai, 2002). The Fourier power (FP) spectrum was calculated in order to determine the sufficient and necessary number of harmonics for the best reconstruction of the otolith outline. As the first 13 harmonics reached 99% of the mean cumulated power, the Fourier analysis indicated that the otolith shape of *E. encrasicolus* could be summarized by these thirteen harmonics, i.e. 52 ($13 \times 4 = 52$) Fourier descriptors (FDs). The first harmonic represents the starting point of the outlines, and is not relevant to a shape analysis. The coefficients corresponding to this harmonic were therefore eliminated (Gonzalez-Salas and Lenfant, 2007).

Table III.2 : Otolith size parameters and resulting shape indices utilized for the shape analysis.

Size base	Shape indices
Area (A)	Circularity (Cir) = P/A^2
Perimeter (P)	Rectangularity (Rec) = $A/(OL \times OW)$
Otolith Length (OL)	Form-Factor (FF) = $(4 \pi A)/P^2$
Otolith Width (OW)	Ellipticity (EL) = $(OL - OW)/(OL + OW)$
	Roundness (Rnd) = $(4A)/(\pi OL^2)$
	Aspect Ratio (AR) = OL/OW

Data analysis

Size correction

Most important for morphometric analysis is the correction of the data by fish size, i.e. uncoupling of otolith shape and anchovy TL. To remove the effect of the size on the Morphometric data (Shape indices and coefficients), standardized morphometric measurements (MS) were calculated following the method of Thorpe (1975) and Lleonart et al. (2000) for each fish as: $MS = MO (LT/Lt)^b$. Where MO is the original morphometric measurement, LT is the mean total length of all fish from all regions, Lt is total length, and b was estimated for each morphometric character as the slope of the regression between log MO and log Lt (Elliott et al., 1995). Correlation between transformed variables and total length were calculated to inspect if the data transformation was effective in removing the effect of size in the data.

Multivariate analysis

Due to the nature of the data from the otolith shape analysis, some involved otolith shape variables did not follow a normal distribution. For this reason, instead of using a common parametric statistical approach, a nonparametric discriminant analysis (SAS version 9.3; SAS Institute, Inc. 2013) using the normal kernel density estimation was applied to investigate the usefulness of otolith shape in separating anchovy stocks. Cross validation was used to estimate the accuracy of classification rules. Results are presented as a matrix showing the numbers and percentages of fish correctly and incorrectly classified for the seven areas sampled. Comparisons between stocks were conducted using a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA; (Anderson, 2005)) ; a nonparametric statistical test that does not require the normal distribution of data which allows testing the simultaneous response of one

or more variables to one or more factors in the ANOVA experimental design. The PERMANOVA was based on the Bray-Curtis dissimilarity measure (4999 random permutations).

To represent graphically the major trends in shape differences between stocks, Non-metric multidimensional scaling (nMDS) and cluster analysis on adjusted morphometric data (shapes indices and EFC) are used. Similarity matrices were constructed based on Bray-Curtis similarity. MDS assign a non-dimensional location to each group and calculate the distance among groups. A non-dimensional plot is produced based on those distances, which reflects the similarities or dissimilarities among groups so that similar groups are plotted closer to each other and dissimilar groups are further apart. Analysis and test were carried out using the SAS 9.3 (2013) and PAST3.

Results

Shape analysis

The effect of anchovy size on the otolith shape was successfully eliminated; the size-correction greatly reduced the correlation between otolith shape and fish lengths ($r^2 < 0.01$). Both otolith shape indices and EFCs were significantly different among the seven sampling sites (PERMANOVA, pseudo-f : 25.16 , $p = 0.0002$).

Results of nonparametric discriminant analysis are given in Table III.3. The overall percentage of correct classification obtained was 77 %, the percentage of correct classification for individual ranged from a high of 85% (Béjaia) to a low of 73% (Bénisaf), (Wilk's $\lambda = 0.12$, $p < 0.001$). High misclassification percentages were observed within areas 3 and 4 in the Alboran Sea (up to 18%), the Algero-provençal Basin areas 1 and 2 (up to 17%), and areas 6 and 7 in Atlantic (up to 14%). Area 5 misclassified into both the Alboran area 4 (16%) and the Atlantic areas 6 closest to the Strait of Gibraltar (8%). This suggested three main area groups: “Algero-provençal Basin” (areas 1, and 2), “Alboran” (areas 3, 4, and 5) and “Atlantic” (areas 6, and 7).

Table III.3 : Results of non-parametric discriminant function analysis between sampling areas of *E. encrasicolus*. [The number of fish classified to category followed by percentage (in parentheses) are shown, the values of the matrix diagonal representing the correctly classified percentage (Overall correct classification = 78% (829 /1059), (Wilk's $\lambda = 0.12$, $p < 0.001$)]. See Table III.1 for codes used.

Area	1	2	3	4	5	6	7
1	91 (76.47)	21 (17.65)	5 (4.2)	1 (0.84)	0 (0)	1 (0.84)	0 (0)
2	36 (11.04)	277 (84.96)	6 (1.84)	2 (0.61)	0 (0)	5 (1.54)	0 (0)
3	0 (0)	2 (1.53)	95 (72.52)	24 (18.32)	10 (7.63)	0 (0)	0 (0)
4	1 (0.43)	2(0.86)	31(13.47)	176(76.52)	20(8.69)	0(0)	0(0)
5	0 (0)	1 (1.34)	5 (6.76)	12 (16.22)	50 (75.68)	6 (8.10)	0 (0)
6	0(0)	0(0)	2(1.6)	4(3.2)	2(1.6)	100 (80)	17(13.6)
7	0 (0)	1 (1.85)	2 (3.70)	1 (1.85)	2 (3.70)	8 (14.81)	40 (74.07)

The PERMANOVA tests performed on combined shape (EFC) and otolith indices yielded significant differences among the three stocks identified (PERMANOVA, Table III.4). Pairwise comparison detected differences between Algero-provençal Basin (area 1 and 2) and Alboran Sea (area 3, 4 and 5) ($P < 0.0002$), and also between Algero-Provençal Basin and Atlantic areas ($P < 0.0002$), and Atlantic areas and Alboran Sea ($P < 0.0002$).

Table III.4 : PERMANOVA comparison of otoliths of *E. encrasicolus* from the three stocks. Shown are overall comparison among regions for combined otolith shape and elliptical Fourier coefficients including pairwise comparisons between regions.

Variables	Regions	F	p
Combined Fourier coefficients and shapes indices	all	60.79	0.0002
	Algero-provincial/Alboran	73.97	0.0002
	Algero-provincial/Atlantic	43.08	0.0002
	Atlantic/Alboran	60.29	0.0002

Indeed, most of the patterns observed in the nonparametric discriminate analysis were validated by the nMDS and cluster analysis of the average FDs and shape indices by area (figure III.2 and III.3).

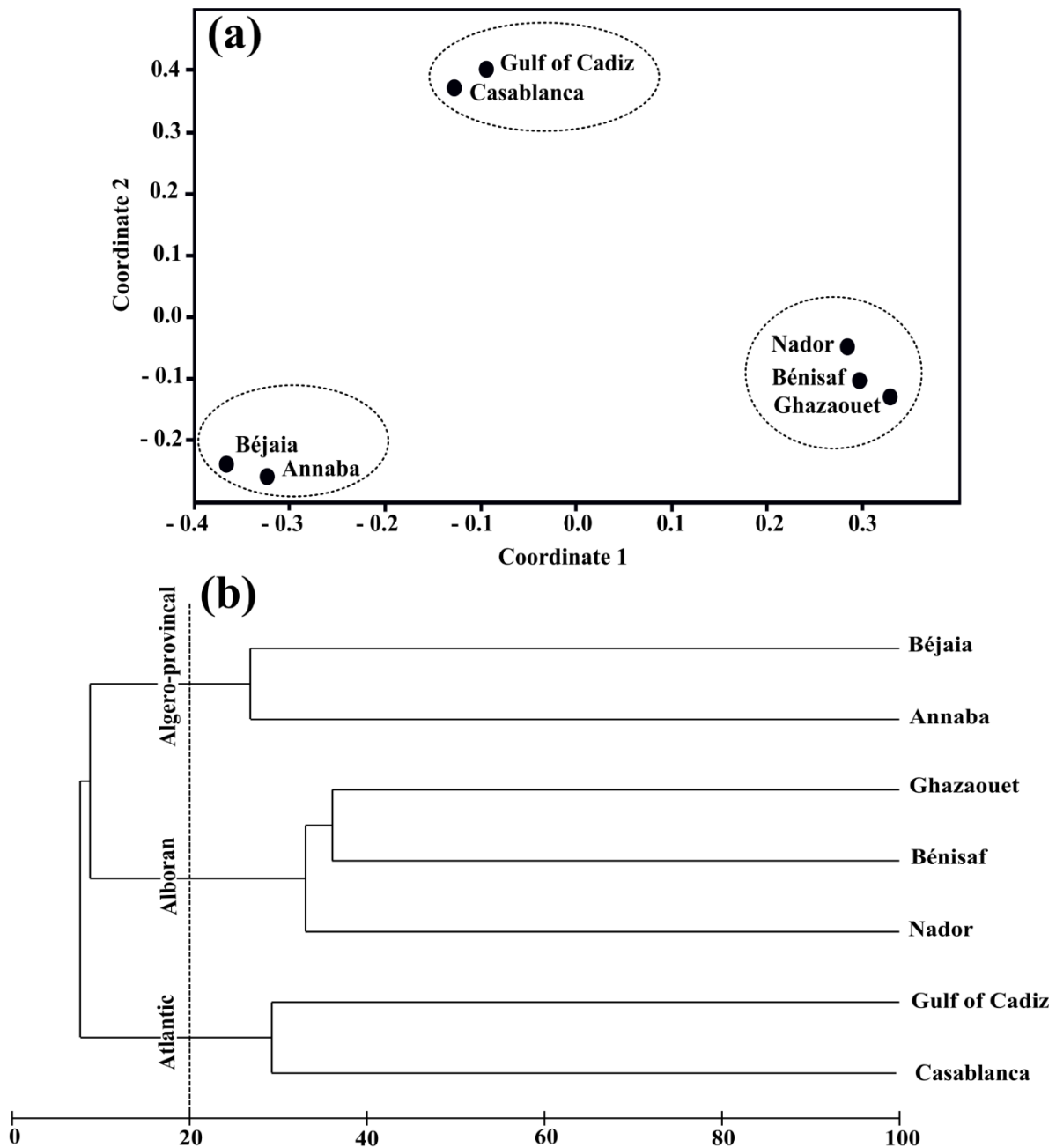


Figure III.2 : (a) Non-metric multidimensional scaling (nMDS) and (b) Cluster analysis output depicting the linkage dendrogram (Bray–Curtis similarity) computed on otoliths shapes indices and EFC of *E. encrasicolus* from the seven areas. Circles represent groupings stocks (stress: 0.08).

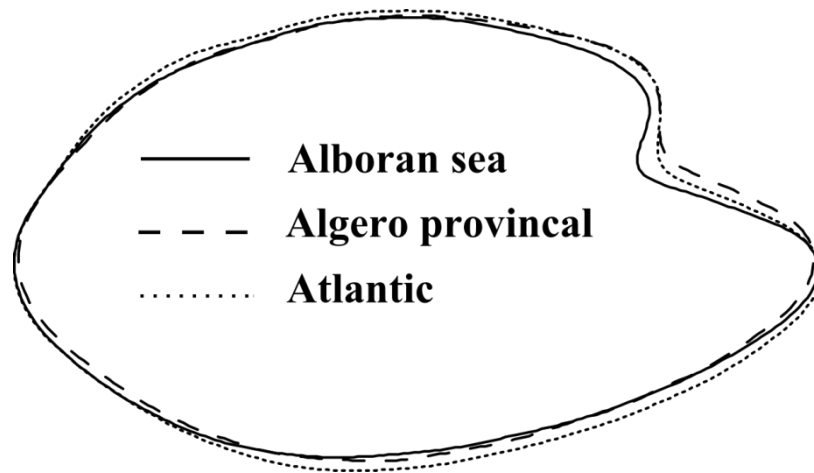


Figure III.3 : Average shapes of the otoliths of *E. encrasicolus* in the three stocks identified, based on the mean FDs.

To validate the separation of these three areas groups, a non-discriminant analysis of these groups was carried out, revealing an overall correct classification of 81% (Wilk's $\lambda = 0.28$, $p < 0.001$; Table III.5).

Table III.5 : Results of non-parametric discriminant function analysis between the three stocks of *E. encrasicolus*. [The number of fish classified to category followed by percentage (in parentheses) are shown (Overall correct classification = 81%, Wilk's $\lambda = 0.28$, $p < 0.001$)

Stocks	Alboran	Algero-provincial	Atlantic
Alboran	371 (86)	54 (12,47)	8 (1,85)
Algero-provincial	53 (11,91)	387 (87)	5 (1,12)
Atlantic	37 (20,67)	17 (9,50)	125 (70)

Shape visualization

The reconstruction of the shape outline from the average harmonics showed distinct differences between the three clusters of areas identified by discriminate analysis (Figure III.3). The highest between-stocks variation clearly occurred in the length direction of the otolith, especially between the rostrum and the anti-rostrum part, and to a lesser degree, in the ventral part. There was a well-developed anti-rostrum for both the Atlantic and the Algero-provençal stocks. On the other hand, the space between rostrum and post-rostrum in the Alboran stock was deeper than the other two stocks. The ventral side was deeper for the Atlantic stocks, while the dorsal side shows only minor differences between stocks.

Discussion

The results of this study showed that the combination of size based otolith shape, and Elliptic Fourier descriptors, are useful tools in discriminating individuals of different anchovy stocks. Within the study area, three distinct stocks were identified: the Algero-Provençal Basin; the southern Alboran Sea; and the northwestern Atlantic (Morocco and Gulf of Cadiz). This stock separation, which was supported by discriminant analysis (with a classification accuracy of up to 74%), seemed to be linked to the oceanographic features of the studied area.

The influence of oceanography on the population structure of marine species is now widely recognized (Galarza et al., 2009; Schunter et al., 2011; White et al., 2010). Nevertheless, there is still limited knowledge on how oceanographic conditions may pose barriers for the population structure of a species, and especially why different species with similar life-history traits show distinct responses to oceanographic discontinuities (Galarza et al., 2009). Although anchovies are commonly considered highly mobile, their localized spawning behavior or migratory patterns may result in restricted gene flow, especially among waters of contrasting hydrography. For example, Sabatés et al. (2013) suggested that oceanographic features, such as eddies, play a role in retaining and concentrating anchovy larvae. In the SW Mediterranean Sea, anchovy larval retention, spawning, and nursery location, are influenced by oceanographic processes (Catalán et al., 2013). Levi et al. (1994) reported growth differences between anchovies from the northern and central basins of the Adriatic Sea, pointing out that circulatory patterns in the two areas are independent, and may thus form an effective stock boundary. Such oceanographic discontinuity may play a role in maintaining a degree of genetic differentiation between anchovy in the two basins (Bembo et al., 1996b).

In the western Mediterranean, the entrance of the Atlantic Jet (AJ) is the main forcing agent modulating hydrological processes (García -Lafuente et al., 1998). The AJ provokes high mesoscale activity (Tintoré et al., 1991; Viúdez et al., 1998), which is observable in structures such as eddies and quasi-permanent upwelling. The interaction of this AJ with the denser, more-saline Mediterranean water, results in the formation of a quasi-continuous front, known as the Almeria-Oran front (AOF). Although most genetic studies have been conducted in the northern Mediterranean region, the AOF has been suggested as the point of genetic break between the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea for many species of different

taxa, including: seaweeds, sponges, molluscs, crustaceans, fish, and mammals (see the review in (Patarnello et al., 2007)). This genetic geographic isolation from either side of the AOF is particularly well documented for different fish species including pelagic species such as the European anchovy (Bouchenak-Khelladi et al., 2008), and European sardine, *Sardina pilchardus* (Ramon and Castro, 1997). The AOF is an oceanographic front exhibiting a pronounced step temperature (1.4 °C) and salinity (2 ppt) gradient over a distance of 2 km, with average water current speed of 40 cm/s flowing southeastward from the Spanish to the North Africa (Tintoré et al., 1988) coast. This front is also characterized by different environmental and planktonic communities on either side (Estrada et al., 1985a; Ruiz et al., 2013). Many genetic studies have reported the isolation of the Alboran Sea anchovy from the rest of the Mediterranean, suggesting that the AOF is acting as a dispersal barrier for anchovies (Bembo et al., 1996b; Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Magoulas et al., 2006; Sanz et al., 2008). This paper's results confirm these genetic studies on anchovy, and have shown for the first time that the morphological variability of anchovy otoliths is linked to the presence of the AOF. Based on meristic and body shape criteria, Bacha (2009) also found a clear differentiation between anchovy from the Albero-Provençal Basin and those from the Alboran Sea.

A large number of studies have challenged the hypothesis of the Strait of Gibraltar representing a phylogeographical break (see (Patarnello et al., 2007) for review). The hydrological characteristics of the Alboran Sea's surface waters are much closer to those of the northeastern Atlantic than the Western Mediterranean, from which they are separated by the AOF (Tintoré et al., 1988). A close relationship between the Alboran Sea and northeastern Atlantic anchovy has been reported in genetic studies. Different genetic markers studies (nuclear-DNA, multiple SNP Markers or allozymes) showed that the anchovy in the Alboran Sea are closely related to populations in the adjacent Gulf of Cadiz (Sanz et al., 2008; Zarraonaindia et al., 2012) or Canary archipelago (Bouchenak-Khelladi et al., 2008). In this study, otolith shape analysis suggests that the Alboran population is distinct from their closest Atlantic population (Gulf of Cadiz or Atlantic coast of Morocco), and that the constriction of the Strait of Gibraltar has isolated the two populations. These results confirm the recent genetic studies of Chairi et al. (2007) and Viñas et al. (2013a), which showed that the Alboran Sea anchovy population is genetically distinct from the northeast Atlantic populations, including neighboring populations (e.g. Gulf of Cadiz). The fish in the Alboran Sea have most likely adapted to the prevailing hydrodynamic regime and narrow shelf, which

has resulted in local coastal fish population isolation. European anchovy are typically coastal schooling planktivores with batch spawning, inhabiting spatially complex coastal areas, isolated from one another by peninsulas and narrow straits; and this complexity tends to isolate populations by reducing levels of gene flow between regions (Bembo et al., 1996b; Magoulas et al., 2006). This is particularly true in the studied area where the narrow continental shelf may have resulted in restricted migration and discrete group of individuals with varying degrees of temporal and spatial integrity.

Otolith shape analysis has been used widely with success in stock identification studies of various marine fish species including small pelagic fish like anchovy (Gonzalez-Salas and Lenfant, 2007), Atlantic herring (Burke et al., 2008), and horse mackerel (Stransky et al., 2008b). Although otolith shape provides a phenotypic basis for stock separation, factors affecting otolith shape are not fully understood. The otolith shape, among other morphometric traits like the body shape, is a characteristic that reflects a combined effect of genetic variation and local environmental factors (Cardinale et al., 2004; Tudela, 1999; Vignon and Morat, 2010). In a recent study (Vignon, 2012), it was established that habitat environmental conditions induce an important change in otolith shape.

Differences in environmental conditions seem to have a considerable influence on how otolith growth, and consequently otolith shapes, are formed (Campana and Neilson, 1985). Differences in anchovy diet and growth associated with sea temperature and food availability were previously found in the SW Mediterranean Sea (Bacha, 2009; Bacha and Amara, 2012; Bacha et al., 2010). Therefore, changes in growth rates and otolith deposition pattern during part of or all of anchovy life may have contributed to the observed variation in otolith shape between the three stocks identified.

Complex spatial structure has always been prevalent among marine populations, and our understanding of its nature and consequences needs to continue growing. These results support the efficiency of otolith shape analysis for stock identification of anchovy, and highlight the role of oceanographic features and physical barriers, such as fronts and straits, in stock separation. They also suggest that environmental conditions, and not only genetic factors, influence the shape of fish otoliths. The Scientific Advisory Committee of the GFCM (General Fisheries Commission for the Mediterranean) has established management areas based on political and statistical considerations rather than biological or economic ones (GFCM, 2012b). As previously shown by genetic studies (Bembo et al., 1996b; Bouchenak-

Khelladi et al., 2008; Sanz et al., 2008; Viñas et al., 2013a), population structures observed among Mediterranean and Atlantic populations, invalidate current management policies.

Indeed, one prerequisite for sustainable management is the matching of biological processes and management action (Reiss et al., 2009). The results from the present study clearly indicate that the SW Mediterranean Sea and neighbouring Atlantic anchovy populations are not homogenous. Disregard of stock structure and ineffective fisheries management can lead to dramatic changes in the biological attributes and productivity rates of anchovy, as well as the genetic diversity of the species. In view of this, and given the considerable commercial value of Mediterranean anchovy fisheries, studies into the effects of oceanographic features on anchovy distribution and their population structure need to be continued. They also need to be taken into account in any future anchovy management strategy.

Acknowledgements

We want to acknowledge all the people who contributed to fish sampling and particularly Professor A. Yahyaoui for the anchovy samples from Morocco. This research was funded by a doctoral grant to S. jemaat by ULCO and CNRS Libanais and a postdoctoral grant for M. Bacha as part of the French ANR Globcoast.

III.2. Evidence for population complexity of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) along its distributional range

Sharif JEMAA^{1,2}, Mahmoud BACHA¹, Gaby KHALAF², Rachid AMARA¹.

¹Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, UMR 8187 CNRS, Université du Littoral
Côte d'Opale, 32 Avenue Foch, 62930 Wimereux, France 2

²Conseil National des Recherches Scientifiques, Centre National des Sciences Marines, BP
534 Batroun, Liban

Submitted to journal of Fisheries Research

Abstract

The European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, is one of the most commercially relevant fisheries resources in many countries bordering the northeast Atlantic coasts and the Mediterranean Sea. However most of its fishery stocks are currently fully exploited or overexploited and understanding its population structure is necessary for designing appropriate management regulations in fisheries. Investigation of otolith shape analysis from 15 localities across most of the anchovy range distribution revealed a complex population structure. Four distinct groups of anchovy were identified with an overall correct classification of 83%. Group A: North Sea and English Channel; group B: Mauritania and southeast Atlantic Morocco; group C: northeast Atlantic Morocco-Gulf of Cadiz-south Alboran-Algero-provençal coasts and group D: northern Mediterranean Sea. However, at smaller spatial scales, more complex population structure was hypothesized in the Mediterranean Sea, mainly in relation to oceanographic features. The results support the usefulness of otolith shape analysis for population structure analysis both at larger and smaller spatial scales where genetic studies generally fail to discriminate between local groups of fish. From a management perspective, these local and isolated groups of fish may have unique demographic properties and should be managed separately since they may react independently to exploitation.

Introduction

Accurate identification of population structure is of primary importance for successful management and conservation of marine resources. Genetic methods are powerful tool in fisheries management by enabling the identification of genetically differentiated population referred to as "genetic stocks" (Ovenden, 1990). Most genetic studies showed low genetic differentiation among marine fish stocks or populations because genetics approaches for discrimination may be too sensitive to low levels of gene flow (Kasapidis, 2014; Waples, 1998). Relatively low levels of exchange between stocks, negligible from a management perspective, may be sufficient to ensure genetic homogeneity (Begg et al., 1999). However, several marine fish species appear to have more complex population structure than is recognized even at small spatial scales (Reiss et al., 2009). There may be fish populations that are not genetically differentiated, but may be more or less isolated from each other, and thus react independently to environmental changes and exploitation (Bacha et al., 2014; Begg and Brown, 2000; Neves et al., 2011; Stransky et al., 2008b; Tudela, 1999). These latter units are of interest to fisheries managers. Indeed, an essential prerequisite of a sustainable fisheries management and conservation is the matching of biologically relevant processes and management action (Reiss et al., 2009).

Recent reviews agree that the most comprehensive and effective strategy for stock identification is to integrate results from disparate methods and disciplines to form conclusions about population structure that are consistent with the various approaches (Cadrin et al., 2013). The study of the morphological and chemical characteristics of otoliths has been put forward as an efficient tool for fish population structure analysis and stock identification (Campana and Neilson, 1985; Ferguson et al., 2011b). Otolith shape analysis has recently been widely used with success in stock identification of various small pelagic fish species such as European sardine (Jemaa et al., 2014), anchovy (Bacha et al., 2014; Gonzalez-Salas and Lenfant, 2007), Atlantic herring (Burke et al., 2008), and horse mackerel (Stransky et al., 2008b). This method has proven successful in resolving fish stock structure in high gene flow systems, where environmental heterogeneity exists (Bacha et al., 2014). Otolith shape is markedly species specific, but also shows intra-specific geographic variation in relation to environmental factors (Cardinale et al., 2004; Vignon, 2012).

The European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, (anchovy hereafter), is a small pelagic coastal marine fish largely spread from the North Sea to central Africa, including the entire

Mediterranean and the Black and Azov Seas. As other small pelagic fish species, anchovy show schooling and migratory behaviour, as well as great dispersal capabilities both at the larval and adult stages (Agostini and Bakun, 2002). Hence, in the absence of barriers, the null hypothesis is that anchovy populations should have extensive gene flow and low levels of genetic differentiation (Kasapidis, 2014).

Anchovies are the subject of intense fishing pressure and stocks are fully exploited, or overexploited (GFCM, 2012a). Despite its commercial importance, stock delineation for management purposes is still a matter of debate (ICES, 2009), primarily of its complex population structure. Attempts to differentiate populations and stocks date from the 1920s (e.g. (Alexandrov, 1927; Fage, 1920b) yet stock structure of the anchovy remains not clear. The migrations and spatial distribution of the anchovy is still not well understood. Given its fragility, tagging and tracking its movement is not possible, making the study of its migration and population structure difficult.

Since the first genetic study on anchovy conducted in population from the Black Sea and the Azov Sea (Altuchov, 1974), several conflicting studies have attempted to understand the genetic structure of this species, characterized by high gene flow (e.g.(Bembo et al., 1996a; Borsa, 2002; Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Grant, 2005; Sanz et al., 2008; Spanakis et al., 1989; Tudela et al., 1999). More recently, studies have revealed a complex population structure in the Mediterranean basin and Northeast Atlantic Ocean (Keskin and Atar, 2012; Silva et al., 2014; Viñas et al., 2013b; Zarraonaindia et al., 2012) that only partially agrees with fishery stocks management. In the Mediterranean Sea, three (Magoulas et al., 2006) to five (Viñas et al., 2013b) major genetically distinct stocks were identified: The Alboran stock, the NW Mediterranean (Catalan and Gulf of Lion) stock, the North Adriatic Sea stock, the South Adriatic Sea stock and the Aegean Sea stock (Somarakis et al., 2004a). However, very few studies have been conducted in the southern Mediterranean regions (e.g. (Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Traina et al., 2011). In the northeast Atlantic there is insufficient knowledge on the anchovy population structure as to state whether it corresponds with a single or several small stocks or even to assure that the Northwest African population does not mix with the anchovy population inhabiting the European coasts. Some studies suggested that the Bay of Biscay populations are genetically distinct from the neighboring Canary Islands and coastal Portuguese populations (Magoulas et al., 2006; Viñas et al., 2013b).

This study uses otolith shape analysis to provide further insight into the population structure of European anchovy along its distribution range. Most studies of anchovies have been regional, where samples have been restricted to one of the many sub-basins in the Mediterranean Sea. Populations in the southern Mediterranean and Northwest African regions or in the North Sea have received less attention. Overall, fish from 15 sampling localities in the Northeast Atlantic and Mediterranean Sea covering almost entire distributional range of the European anchovy were analyzed. The results are discussed in relation to the environmental conditions, oceanographic features, and physical barriers to dispersal in the study area. These were then compared with those obtained by previous genetic and morphometric studies.

Material and methods

Sampling and otolith collection

Samples of sardine were collected from research vessels and landing ports, from 15 different areas in the Northeast Atlantic and Mediterranean Sea (details are summarized in Table III.6 and Figure III.4). The sites were selected in order to cover as much as possible the whole geographical range of the species. In the laboratory, 1610 individuals were measured (total length TL, mm) to the nearest 1 mm, and weighed (total weight W, g) with a precision of 0.1 g. Sagittal (left and right) otoliths were then extracted, washed and cleaned in distilled water, and then dried. Overall, 1516 right otoliths with no damage or crystallization were used in this study.

Table III.6 : Summary information of anchovy samples: Sample locations, geographic areas (GA), codes, fishing areas, *E. encrasicolus* size (TL, mm), and number of otoliths used in shape analysis.

Area	GA	Contry	Code	Locality	Mean TL(cm) ± SD (min-max)	n Otoliths
Atlantic Northeast	Ivc	France	1	North Sea	11.8 ± 0.531 (10 - 13.2)	30
	VIIId	France	2	English Channel	11,4 ± 0.955 (10.2 - 16.2)	47
	Ixa	Portugal	3	Gulf of Cadiz	12.2 ± 0.543 (10.9 - 13.4)	127
Atlantic Central-east	1.11	Morocco	4	Casablanca	13.1± 1.086 (10.9 - 15.5)	56
	1.32	Morocco	5	North Cap Blanc	12.59 ± 0.641 (11.5 - 14)	32
		Mauritania	6	South Cap Blanc	11.97 ± 0.955 (11 - 14)	36
Southern Alboran sea	3	Morocco	7	Nador	12.6 ± 0.946 (10.7 - 15)	77
	4	Algeria	8	Ghazaouet	13.2 ± 1.756 (10 - 16.8)	259
Algeria		9	Bénisaf	12.3 ± 2.213 (10 - 16.7)	167	
Algeria		10	Annaba	12.2 ± 1.241 (10 - 15.3)	174	
Algeria		11	Bejaïia	13.7 ± 1.615 (10 - 17.5)	363	
Marmara Sea	28	Turkey	12	Istanboul	11.3 ± 0.918 (10 - 13.5)	99
Aegean Sea	22	Greece	13	Kavala	11.9 ± 0.619 (10.9 - 13.9)	41
Gulf of Lion	7	France	14	Marseille	9.8 ± 0.561 (9.7 - 11.5)	49
Catalan Sea	6	Spain	15	Blanes	9.9 ± 0.821 (11.6 - 14.4)	53

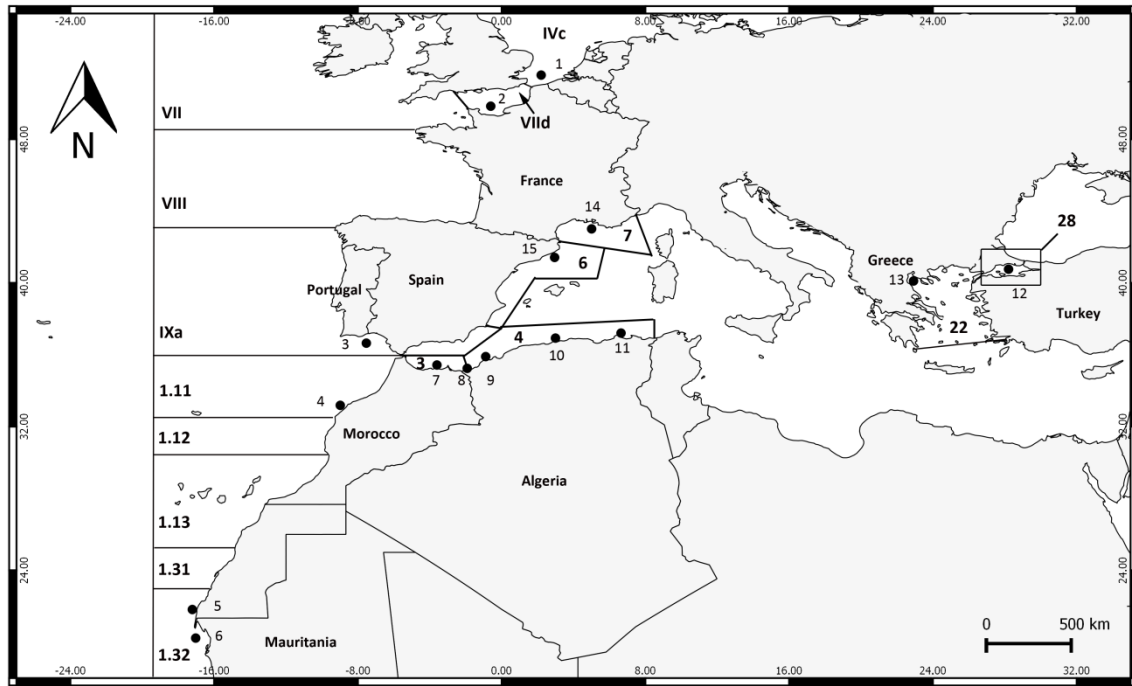


Figure III.4 : Map of sampling locations and fishing areas (delineated by black lines and bold number) concerned by the study. Sample codes (normal number) and fishery areas names as in Table III.6.

Image acquisition and shape measure

To minimize distortion errors within the normalisation process during image analysis, the otoliths were placed on a microscope slide with the sulcus facing downwards and the rostrum always pointing in the same direction (upwards). The otolith outlines were digitised against a black background using an image analysis system consisting of a high resolution Sony video camera connected to an optical microscope. The microscope magnification was adjusted to the size of the otoliths to ensure as high resolution as possible, varying between 16x and 18x. High contrast video images were obtained using transmitted light, producing dark two-dimensional objects with a bright background. Each digitized image was then analyzed using an image analysis software (TNPC 5.0, NOESIS) to measure its area (Ao), perimeter (Po), maximum length (Lo), and maximum width (Wo) (Figure III.5). Otolith shape indices, including circularity, ellipticity, rectangularity, form-factor, roundness, and aspect ratio were then calculated (Table III.7) (Tuset et al., 2003).

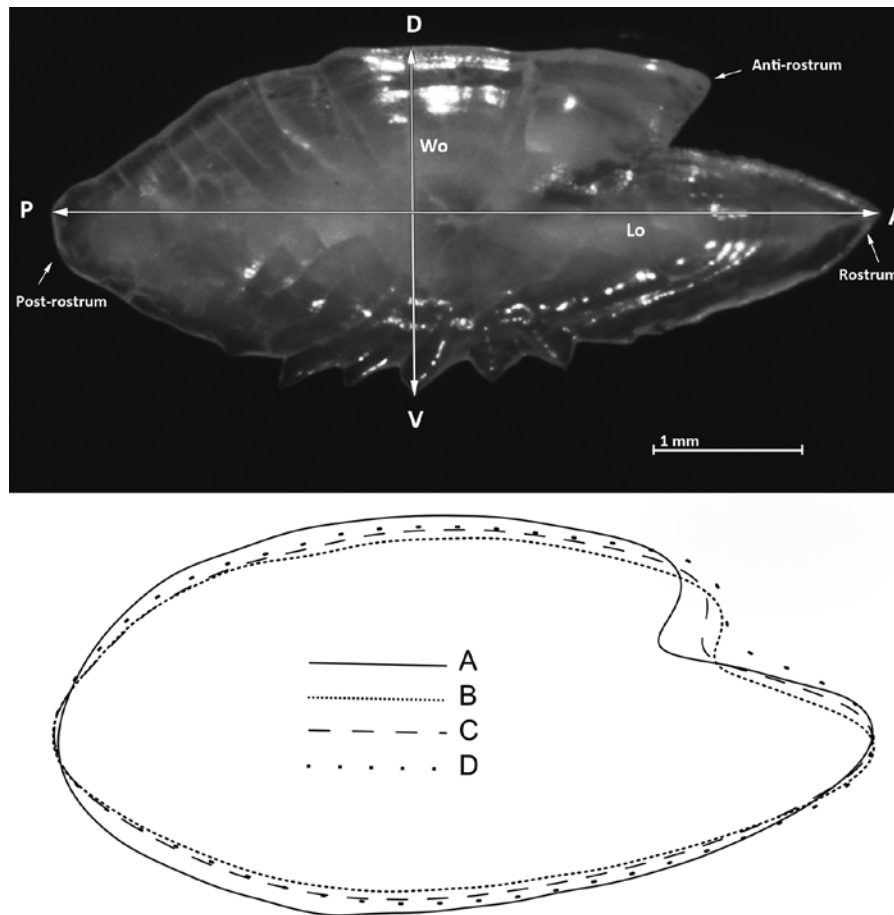


Figure III.5 : (Above) otolith of *E. encrasicolus*. The notation Lo, Wo, V, D, A and P refer to the maximum length, maximum width, ventral, dorsal, anterior and posterior on the otolith. (Below) average shapes of the otoliths from the four groups identified, based on mean Fourier descriptors FDs within each group.

Table III.7 : Otolith size parameters and resulting shape indices utilized for the shape analysis.

Size base	Shape indices
Area (A)	Circularity (Cir) = P/A^2
Perimeter (P)	Rectangularity (Rec) = $A/(OL \times OW)$
Otolith Length (OL)	Form-Factor (FF) = $(4 \pi A)/P^2$
Otolith Width (OW)	Ellipticity (EL) = $(OL - OW)/(OL + OW)$
	Roundness (Rnd) = $(4A)/(\pi OL^2)$
	Aspect Ratio (AR) = OL/OW

The method of elliptic Fourier descriptors was used in accordance with the procedures suggested by (Kuhl and Giardina, 1982), and calculated with Shape software (Iwata and

Ukai, 2002). The Fourier power (FP) spectrum was calculated to determine the sufficient and necessary number of harmonics for the best reconstruction of the otolith outline. As the first 13 harmonics reached 99% of the mean cumulated power, the Fourier analysis indicated that the otolith shape of *S. pilchardus* could be summarized by these thirteen harmonics, i.e. 52 ($13 \times 4 = 52$) Fourier descriptors (FDs). The first harmonic represents the starting point of the outlines, and is not relevant to a shape analysis. Consequently, the coefficients corresponding to this harmonic were eliminated (Gonzalez-Salas and Lenfant, 2007).

Size correction and multivariate analyses

The six shape indices were corrected to eliminate body size and allometric effects that occur during otolith growth (Lombarte and Lleonart, 1993). The power model, i.e. $Y = aX$, was fitted using logarithmic transformation to homogenize the residuals. Each measurement Y was transformed into Z , according to $Z_i = Y_i(X_0/X_i)^b$, where X_i is the otolith length of the i -th specimen in the sample, and X_0 is the reference total body length (12.67 cm), b was estimated for each morphometric character as the slope of the regression between $\log Y_i$ and $\log X_i$ (Lleonart et al., 2000; Thorpe, 1975). Correlation between transformed variables and total length were calculated to test whether the data transformation was effective in removing the effect of size in the data.

A Principal Component Analysis (PCA) based on the correlation matrix from the standardized variables (Torres et al., 2000) was carried out to reduce the number of dimensions without the loss of information (Sadighzadeh et al., 2014). This method has a number of advantages as PCs describe variance in decreasing order, minimising the risk of leaving out important variables, effectively reducing the number of variables, and simplifying the statistical (Rohlf and Archie, 1984). It also avoids problems associated with colinearity in the descriptor variables. Only the PCA variables that explained more than 1% of variability were used subsequently. Linear discriminant analysis (LDA) was performed with shape indices and FDs pooled together to detect morphometric differences in the otolith shape between areas (SAS version 9.3; SAS Institute, Inc. 2013). The classification success into groups was tested by jack-knife cross-validation, and Wilk's λ was used to evaluate the discrimination power. Hierarchical cluster analysis, based on the Euclidean distance single linkage between mean size-corrected Fourier descriptors and shapes indices in each sampling area, was used for classification and ordination of fish into groups. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) and Hierarchical cluster analysis were used for

classification and ordination of fish into groups, Similarity matrices were constructed based on the Euclidean distance. Comparisons between regions were conducted using a permutational multivariate analysis of variance PERMANOVA (Anderson, 2005), and was based on the Bray-Curtis dissimilarity measure (4,999 random permutations). For comparison of geographical differences between otolith shapes, size-normalized average shapes were calculated from the mean FDs for each stock, and presented as an overlay graph of the reproduced outlines. Analyses and tests were carried out using the SAS 9.3 (2013) and PAST3.

Results

The effect of anchovy size on the otolith shape was successfully eliminated, and the size-correction greatly reduced the correlation between otolith shape and fish lengths ($r^2 < 0.001$). Both otolith shape indices and the elliptic Fourier descriptors (FDs) were significantly different among the sampling sites (PERMANOVA, pseudo-f: 22.9, $p = 0.0002$).

The principal components analysis of standardized variables showed that the first two principal components (PC) account for 40.29% of the total variance (23.13% for PC1, 17.16% for PC2), the other PCs (3 and 4) contribute to low percentages, respectively (8.53% and 6.52%). Only 34 PCA variables (rectangularity and 33 FDs) that explained more than 1% of variability were used in the LDA. The jack-knife classification results of the area samples showed overall classification success of 44% (Table III.8).

Table III.8 : Jackknifed classification matrix of the discriminant analysis between sampling areas. The percentages in rows represent the classification into the areas given in columns (correct classification in bold and number of otoliths in brackets). Overall classification success: 44%, Wilk's $\lambda = 0.06$, $p < 0.0001$).

Areas	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	80	7	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	7	0
2	12	41	0	0	0	0	6	6	12	18	0	0	0	6	0
3	2	4	33	10	1	1	11	6	2	10	9	2	2	4	4
4	0	2	18	22	0	0	11	7	0	2	4	15	7	2	11
5	0	6	0	3	50	34	3	0	0	0	0	3	0	0	0
6	0	0	0	8	31	53	3	0	0	0	0	0	0	0	6
7	1	3	12	9	3	0	50	7	7	4	3	0	1	1	0
8	3	8	6	7	0	0	11	30	24	7	2	0	0	0	1
9	1	7	6	7	0	1	6	21	36	11	2	0	0	0	1
10	0	2	8	5	0	1	2	5	8	42	15	4	2	3	2
11	1	1	8	5	0	2	4	3	5	19	45	2	1	2	3
12	0	0	5	4	0	0	2	0	0	9	2	45	16	9	8
13	0	0	7	0	0	2	2	0	0	0	0	17	39	10	22
14	3	0	3	0	0	0	0	0	0	3	6	9	9	59	6
15	0	0	2	2	0	2	2	0	0	2	12	6	18	16	39

The percentage of correct classification for individual ranged from 22% (Casablanca) to 80% (North Sea) (Wilk's $\lambda = 0.066$, $p < 0.0001$). High misclassification percentages (up to 34%) were observed between areas (5, 6) as well as within Algero-Provençal areas (7, 8, 9, 10, 11) and neighboring Atlantic areas (3 and 4) (up to 24%) and finally up to 22% within areas 12, 13, 14 and 15. Within the Atlantic Northeast (areas 1 and 2), the linkages are not as clear-cut and do not always support the similarities found in the MDS and cluster analyses. Area 2, for example, misclassifies not only into the other Atlantic Northeast (area 1) (up to 12%), but also into the Algero-Provençal Basin areas, namely areas 9 (12%) and 10 (18%). Most of the patterns observed in the discriminant analysis were validated by nMDS and cluster analysis, suggesting four main groups (at an Euclidean distance arbitrarily set at ~ 10) (Figure III.6 and 4): group A: North Sea and English Channel (areas 1 and 2), group B: northwest Africa areas, north and south Cap Blanc (areas 5 and 6), group C: northern Atlantic-Morocco, Gulf of Cadiz, south Alboran and Algero-provençal (areas 3, 4, 7 to 11) and group D: northern Mediterranean Sea (areas 12 to 15).

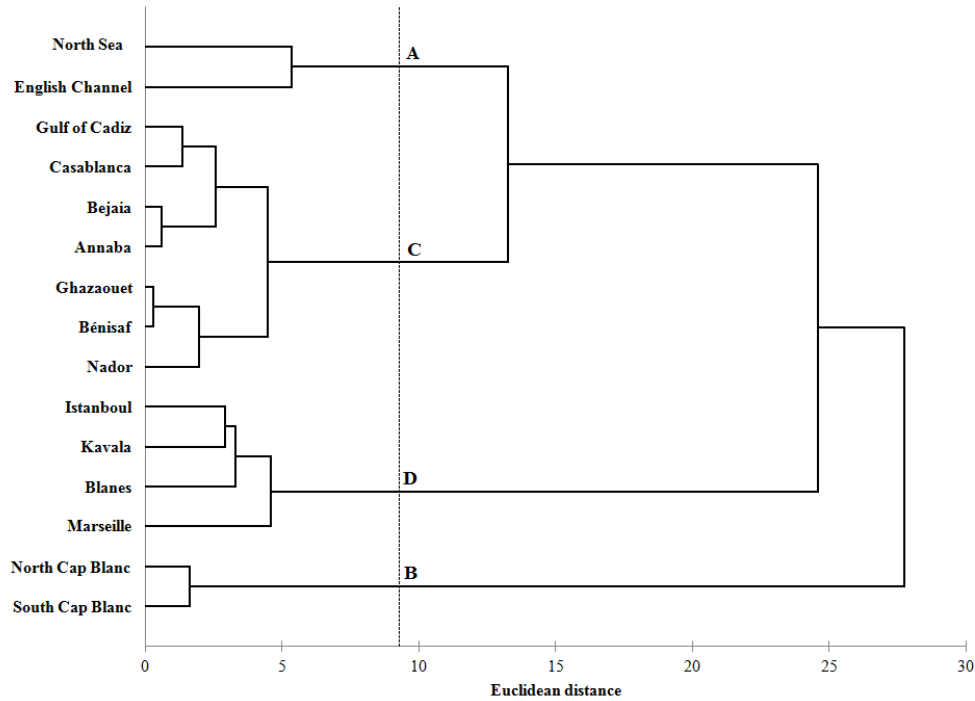


Figure III.6 : Cluster analysis output depicting the linkage dendrogram on E uclidean distances among mean otoliths shape indices and Fourier descriptors for *E. encrasicolus* otoliths from the fifteen sampling areas.

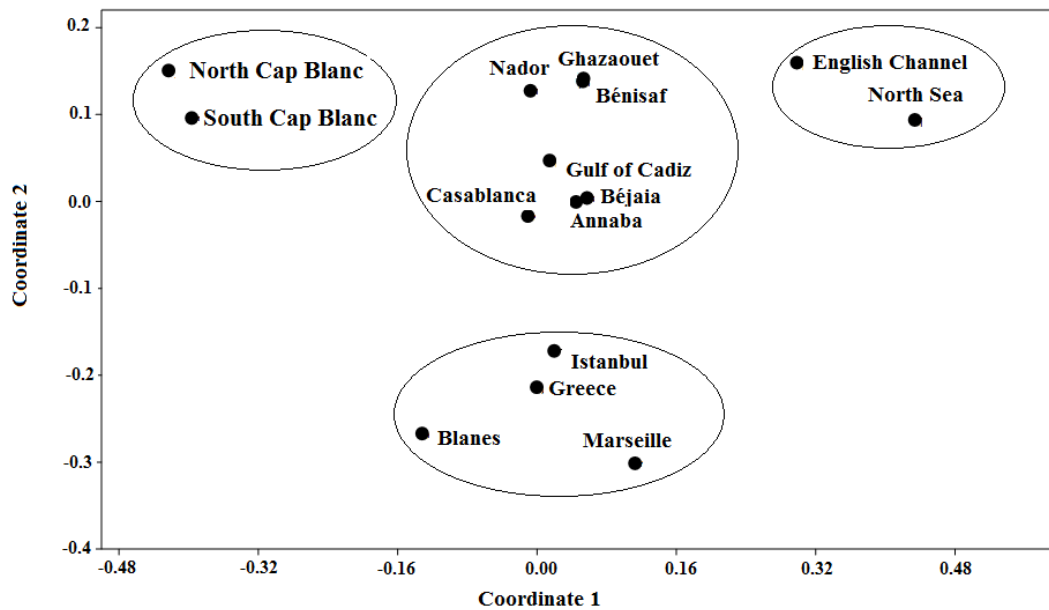


Figure III.7 : Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination plot of the Euclidean distances between mean size-corrected otoliths shape indices and Fourier descriptors in each sampling area (see Table III.6 for area codes) (stress: 0.08).

The PERMANOVA tests performed on s tandardized variables (FDs and otolith indices) yielded significant differences among the four groups identified (PERMANOVA, Table

III.9), pairwise comparison detected differences between groups A, B, C and D ($p < 0.0001$, pseudo-f: 53.91).

Table III.9 : PERMANOVA comparison of otoliths of *E encrasicolus* from the four stocks (p/f). Shown are overall comparison among regions elliptical Fourier coefficients including pairwise comparisons between stocks.

Variables	Stocks	F	p
Combined Fourier coefficients and shapes indices	all	53.91	0.0001
	A/B	35.25	0.0001
	A/C	44.17	0.0001
	A/D	78.2	0.0001
	B/C	20.68	0.0001
	B/D	16.81	0.0001
	C/D	98.7	0.0001

A linear discriminant analysis of these four groups was carried out, revealing an overall correct classification of 83%. This results validate the separation of these four groups (Wilk's $\lambda = 0.25$, $p < 0.0001$). The percentage of correct classification for each group is represented in Table III.10.

Table III.10 : Jackknifed classification matrix of the linear discriminant analysis between the four stocks. The percentages in rows represent the classification into the stocks given in columns (correct classification in bold and number of otolith in brackets). Overall classification success: 83 %, Wilk's $\lambda = 0.25$, $p < 0.0001$).

Stocks	A	B	C	D
A	79(37)	0(0)	15(7)	6(3)
B	3(2)	84(57)	7(5)	6(4)
C	6(69)	2(18)	84(995)	9(102)
D	1(3)	2(4)	15(33)	81(176)

The reconstruction of the shape outline from the average harmonics showed distinct differences between the four groups identified in the cluster (Figure III.5). The variation is clearly apparent in the otolith width and in the zone between rostrum and anti-rostrum. The otoliths from group A are wider and have a more prolonged rostrum than the others.

Discussion

This is the first wide spread study examining anchovy population structure with morphometric approach. On large geographical scales, otolith shape analysis showed significant variation among the collection locations and four distinct groups of anchovy were identified. Group A: North Sea and English Channel; group B: northwest Africa areas, north and south Cap Blanc; group C: northern Atlantic Morocco-Gulf of Cadiz-south Alboran-Algero-provençal coasts and group D: northern Mediterranean Sea. Numerous morphometric, meristic, and genetic studies suggest, although not completely consistent, complexity in the structure of anchovy populations (Kasapidis, 2014). The remarkable degree of genetic differentiation among populations of anchovy has been attributed to a combination of present day isolation and historical biogeographic events (Magoulas et al., 2006). Difference between European anchovy and other small pelagic species, which show little genetic population subdivision, does that anchovy, inhabit spatially complex coastal areas, and this complexity tends to isolate populations by reducing levels of gene flow between regions. Anchovies are generally not found far offshore and (MacCall, 2002) suggested that the smaller body size (relative to sardines) and associated limitation in swimming capacity restrict anchovies to near shore areas.

Present results support the usefulness of otolith shape analysis for stock identification of anchovy both at larger and smaller spatial scales. There has been increasing interest in stock identification at smaller scales than have been considered previously (Cadrin et al., 2013). Genetic approach are less efficacy for stock identification at smaller scales since relatively low levels of exchange between stocks, negligible from a management perspective, may be sufficient to ensure genetic homogeneity. In contrast, although they do not provide direct evidence of genetic isolation between stocks, phenotypic differences can indicate the prolonged separation of fish in different environmental habitats (Begg et al., 1999). The factors that influence otolith shape are not fully understood and are not investigated directly here. The otolith shape, among other morphometric traits like the body shape, is a characteristic that reflects a combined effect of genetic variation and local environmental factors (Cardinale et al., 2004; Tudela, 1999; Vignon and Morat, 2010). In a recent study (Vignon, 2012), it was established that habitat environmental conditions induce an important change in otolith shape.

With multi-genetic marker approach, (Zarraonaindia et al., 2012) found a genetic homogeneity among anchovy samples in the North Sea-English Channel areas and genetic divergence between this northern-most population group and those in the Bay of Biscay anchovies. Our sampling does not allow for a comparison between the North Sea and Bay of Biscay but our findings agree with the previous genetic study since this group is clearly isolated from all the others analyzed. Actually, anchovy of the North Sea is not managed but this species has increased and spread in recent decades, probably in response to the relaxation of limiting factors in its life history (Petitgas et al., 2012) and may support fisheries in the future. We recommend that North Sea-English Channel anchovy populations should be managed as an independent stock unit.

At the southern limit of its distribution, populations from northwest Africa, north and south Cap Blanc, form a single group which is clearly isolated from more northern Atlantic populations in the Gulf of Cadiz or northern of Morocco. In this region, the Canary Islands anchovy population is genetically distinct from the neighboring Gulf of Cadiz population (Magoulas et al., 2006; Viñas et al., 2013b). Off northwest Africa, two sardine populations, the Moroccan and Saharan populations, have been considered on the basis of differences in genetic (Chlaida et al., 2009) and morphometric (Baibai et al., 2012) data. A boundary was assumed at the 28°N parallel, close to the genetic break recently described by (Chlaida et al., 2009). As for sardine, the causes for the isolation of the southern anchovy population may be related to oceanographic barriers (e.g., gyres) or environmental barriers like the presence of several emergence of upwelling in the south of Morocco (Mittelstaedt, 1991). In term of fisheries management, in the absence of studies on stock identity for anchovy, a single stock is considered for the whole sub-region (FAO-GFCM, 2011). Our results suggest a distinction between northern and southern stocks off northwest Africa as considered for European anchovy.

Present results suggested a distinction between northern and southern Mediterranean populations as also observed with shape otolith analysis for European sardine (Jemaa et al., 2014). However, both otolith and genetic analyses showed that the sardine population from Tunisia was closely related with the northern Mediterranean population (Fadhlaoui-Zid et al., 2010; Jemaa et al., 2014). With morphometric landmarks analysis, (Traina et al., 2011) showed high levels of overlap among European anchovy from Sicily and Tunisia. They suggested that a trophic migration by adult fishes is likely to occur along the narrow passage

in the north-western part of the Strait of Sicily. The absence of data from this area does not allow for a conclusion about such population structuring. Many genetic studies showed genetic homogeneity for anchovy in the NW Mediterranean although anchovy spawn in geographically quite different and localized areas (Sanz et al., 2008; Tudela et al., 1999; Viñas et al., 2013b). Magoulas et al. (1996, 2006) showed that the Ionian Sea population has similar clade composition as the NW Mediterranean populations, suggesting that the large panmictic population in the NW basin extends east to the Ionian Sea. Our results indicate that NW Mediterranean anchovies (Catalan Sea and Gulf of Lion) are grouped with those of NE Mediterranean (Marmara and Aegean Seas). This homogeneity contrasts with the clear indications of genetic structuring in the NE Mediterranean (Bembo et al., 1995; Kristoffersen and Magoulas, 2008; Magoulas et al., 2006; Magoulas et al., 1996; Spanakis et al., 1989). However, among this group (D), NW and NE Mediterranean locations seems to be separated in two sub-group at a smaller scale. The lack of strong differentiation between these two sub-group at a larger scale may result from the lack of important oceanographic barriers in the northern Mediterranean Sea that have facilitated migration and exchange between NW and NE populations. Indeed, the general lack of barriers in marine waters can facilitate exchange between populations, especially in species with pelagic eggs or larvae, or in species with highly migratory adults such as observed in European sardine (Jemaa et al., 2014; Tinti et al., 2012). Under the current management policy, Marmara and Aegean Seas stocks are separated from the NW Mediterranean stocks. More studies are needed to establish if these stocks together represent a more meaningful management unit and be treated as a single stock.

Generally a weak genetic structure is expected in coastal pelagic fish, as adults often disperse over large distances (Waples, 1998). However, across the anchovy distribution range, the existence of well-defined geographic and hydrographic boundaries, such as the Almeria-Oran oceanographic front, Gibraltar Strait, or the narrow continental shelf in the Mediterranean, can structure populations inhabiting adjacent areas and contribute to their isolation as described in other pelagic species. At a larger scale, the SW Mediterranean, Alboran and neighboring Atlantic anchovy populations (northern Atlantic Morocco and Gulf of Cadiz) form a same group (C). However, as previously showed by (Bacha et al., 2014), a more complex population structure exists in the SW Mediterranean at regional scale. Otolith shape analysis suggests the existence of three distinct sub-groups: the Algero-Provencal Basin, the southern Alboran Sea, and the northwestern Atlantic (Morocco and Gulf of Cadiz). The separation of the sub-groups seemed to be influenced by oceanographic features such as the

Almeria-Oran front (AOF) and the strait of Gibraltar. Genetic geographic isolation from either side of the AOF is particularly well documented for different fish species including pelagic species such as the European anchovy (Bouchenak-Khelladi et al., 2008), and European sardine, *Sardina pilchardus* (Ramon and Castro, 1997). On the other hand, recent genetic studies of Chairi et al. (2007) and Viñas et al. (2013b), which showed that the Alboran Sea anchovy population is genetically distinct from the Northeast Atlantic populations, including neighboring populations (e.g. Gulf of Cadiz). Numerous studies showed that the Mediterranean and Atlantic fish populations could be distinguished using otolith shape analysis. This is the case for Atlantic saury, *Scorpaenopsis scorpaenoides* (Agüera and Brophy, 2011), anchovy, *Engraulis encrasicolus* (Bacha et al., 2014), the comber, *Serranus cabrilla* (Tuset et al., 2003), and horse mackerel, *Trachurus trachurus* (Stransky et al., 2008b). In addition to oceanographic features influence, the SW Mediterranean has a narrow continental shelf contributing to local coastal fish population isolation. In the SW Mediterranean, fisheries management areas are based on political and statistical considerations rather than biological one (GFCM, 2012a), but in the light of the present results should be managed differently.

Conclusion

Most fishery stocks of European anchovy are currently fully exploited or overexploited to the point of commercial collapse and biological extinction of local populations (Checkley, 2009); (GFCM, 2011). An understanding of anchovy population structure is necessary for designing appropriate management regulations in fisheries. Investigation of otolith shape across most of the anchovy range distribution revealed a complex population structure, providing a new perspective on anchovy fishery stock conservation and management strategies. Indeed, the prerequisite for a sustainable fisheries management is the matching of biologically relevant processes and management action (Reiss et al., 2009). For example, in the Mediterranean basin, the General Fisheries Commission for the Mediterranean (GFCM) has established thirty management geographical sub-areas (GSAs) based on political and statistical considerations rather than based on population integrity (GFCM, 2012a). In the range of European anchovy distribution, four major groups were clearly identified in this study. However, on a smaller scale, a more complex populations structure was hypothesized in the Mediterranean Sea, mainly in relation to oceanographic features. The present results suggest that phenotypic differences, as observed with otolith shape analysis, may be more useful for

studying small scale population structure. Although phenotypic differences do not provide direct evidence of genetic isolation between stocks, they can indicate the prolonged separation of fish in different environmental habitats (Begg et al., 1999). These local and isolated groups of fish may have unique demographic properties such as growth and reproduction and should be managed separately since they may react independently to exploitation. We believe that genetic data are only one component of the definition of fish management units and that phenotypic groups should be considered in order to properly access and manage fishery stocks.

Acknowledgments

We are very grateful for the many colleagues who provide anchovy samples: F. Coppin and Y. Verin from Ifremer Boulogne (English Channel and North Sea, from the scientific cruise CGFS); J. Lloret from University of Girona (Catalan Sea, Spain); A.Yahyaoui from university of Rabat (Casablanca and Nador, Morocco); C. Saraux and A. Jadaud from Ifremer Sète (Gulf of Lion, France from the scientific cruise MEDITS); I. Batzakas from Aegean University (Aegean Sea, Greece), Ahmed JIYID from IMROP (Mauritania. This research was funded by a doctoral grant to S. JEMAA by ULCO and CNRS Libanais.

III.3. What can otolith shape analysis tell us about population structure of the European sardine, *Sardina pilchardus*, from Atlantic and Mediterranean waters?

Sharif Jemaa^{ab}, Mahmoud Bacha^a, Gaby Khalaf^b, David Dessailly^a, Khalef Rabhi^a, Rachid Amara^a.

^a Université du Littoral Côte d'Opale, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, UMR 8187 CNRS, 32 avenue Foch, 62930 Wimereux, France

^b Conseil National des Recherches Scientifiques, Centre National des Sciences Marines, B.P. 534, Batroun, Liban.

Published in journal of Sea Research

Jemaa, S., Bacha, M., Khalaf, G., Dessailly, D., Rabhi, K., Amara, R., 2014. What can otolith shape analysis tell us about population structure of the European sardine, *Sardina pilchardus*, from Atlantic and Mediterranean waters? Journal of Sea Research, 96 (2015) 11–17

Abstract

The European sardine, *Sardina pilchardus*, exhibits a complex population structure, which has produced conflicting results in previous genetic studies. Despite its importance in the fisheries industry, stock delineation for management and conservation purposes is still a matter of debate throughout the distribution range of the species. This study examines whether otolith shapes are more efficient than genetic markers to detect population structure in pelagic species with large population sizes. Sardines were analyzed from 15 sampling localities in the Northeast Atlantic and Mediterranean Sea covering almost the whole distribution range of the species. A combination of otolith shape indices and elliptic Fourier descriptors were investigated by multivariate statistical procedures. Within the studied area, three distinct groups were identified with an overall correct classification of 77%. Group A: northern Mediterranean Sea and Gulf of Gabès; group B: Atlantic Morocco-south Alboran-Algero-provençal coasts; and group C: European Atlantic coast. The Almeria-Oran front and the Gibraltar strait are not an efficient barrier for sardine populations separation as there seems to be exchanges between populations of the south-western Mediterranean Sea and those of the Moroccan Atlantic Ocean coast or Gulf of Cadiz. The results are discussed in relation to environmental conditions, oceanographic features, and physical barriers to dispersal in the study area, and compared with those obtained by previous genetic, morphometric, and meristic data. For pelagic species with high gene flow, present results highlighted the need to take into account the identification of phenotypic stocks to ensure sustainable fishery benefits and efficient conservation as they may have unique demographic properties and responses to exploitation.

Keywords : Sardine; otolith; shape analysis; population structure; Mediterranean; Atlantic.

Introduction

The European sardine (*Sardina pilchardus*, Walbaum, 1792) has a wide distribution range in the NE Atlantic Ocean, from the Celtic and North Seas to Mauritania and Senegal (including the Azores, Madeira, and the Canary Archipelagos), and is also found in the Mediterranean Sea (Parrish et al., 1989). It is heavily exploited in all these areas, with global catches of about 1,000,000 tons per year (FAO, 2013). Despite its commercial importance, stock delineation for management purposes is still a matter of debate (GFCM, 2014; ICES, 2009), primarily of its complex population structure. In fact, only one stock of sardine is considered for fisheries management within the European Atlantic, the Atlanto-Iberian stock, distributed between the Bay of Biscay and the Gulf of Cadiz (ICES, 2009). Three stocks are recognized off the African coast: a smaller stock off northern Morocco (between 32°N and 35°45'N); a large central stock between 26°N and 32°N; and an intermediate southern stock from the southern boundary of the species range to 26°N (FAO, 2008). Within the Mediterranean, the General Fisheries Commission for the Mediterranean (GFCM) has established thirty management areas based on political and statistical considerations rather than biological factors (Lleonart and Maynou, 2002).

In the last decade, European sardine catches in many regions have declined, and stocks have been recognized as fully exploited, e.g., Eastern Mediterranean, (Antonakakis et al., 2011), Western Mediterranean, Gulf of Lion and Northern Spain (ICES, 2013). Because fluctuations in sardine abundances or catches in neighbor geographic areas are generally asynchronous (Carrera and Porteiro, 2003; Silva et al., 2009), it has raised the question whether current management units and stocks boundaries are properly set to ensure both sustainable fisheries and efficient conservation.

Proper identification of population structure is of primary importance for successful management and conservation of marine fishery resources. Fish stock may be defined as an intraspecific group of randomly mating individuals with temporal or spatial integrity (Ihssen et al., 1981). In modern definition of a stock it is highly desirable to incorporate both genotypic and phenotypic components (Cadrin et al., 2013). Although phenotypic differences do not provide direct evidence of genetic isolation between stocks, they can indicate the prolonged separation of fish in different environmental habitats (Begg et al., 1999). There is growing recognition that many marine fish stocks, including small pelagic fish, consist of amalgamations of several geographic components (Bacha et al., 2014; Baibai et al., 2012).

These local and isolated groups of fish may have unique demographic properties such as growth and reproduction and should be managed separately. Indeed, an essential prerequisite of a sustainable fisheries management and conservation is the matching of biologically relevant processes and management action (Reiss et al., 2009).

The European sardine is a short-lived, fast growing, and highly fecund pelagic fish species. As other marine pelagic fish, sardines show schooling and migratory behaviour, as well as great dispersal capabilities both at the larval and adult stages. As a result, in the absence of barriers, the null hypothesis is that sardine populations should have extensive gene flow and low levels of genetic differentiation (Kasapidis, 2014). Attempts to differentiate sardine populations date from the 1920s (for reviews see (Parrish et al., 1989)). There have been a number of studies addressing the genetic structure of sardine in different parts of its entire distribution, using different molecular markers such as allozymes (Chlaida et al., 2006; Chlaida et al., 2009; Laurent and Planes, 2007; Spanakis et al., 1989), mitochondrial DNA (Atarhouch et al., 2006; Tinti et al., 2002) and microsatellites (Gonzalez and Zardoya, 2007; Ruggeri et al., 2012). The results of these studies, although not completely consistent, suggest a very weak genetic structure with the exception of adaptive genetic markers (e.g. allozymic locus SOD*), which could be subject to selection (Chlaida et al., 2006; Kasapidis et al., 2011; Laurent and Planes, 2007). In addition, several studies based on meristics (counts of vertebrae and gillrakers) and morphometry (e.g. the ratio of head to total length: the cephalic index) have attempted to determine the structure of sardine populations within its area of distribution (Fage, 1920b; Silva, 2003). Results of all these studies have been non-conclusive, in terms of delimiting stock boundaries and, in some cases, contradictory (see review in (Kasapidis, 2014). An attempt to tag sardine was unsuccessful (Peleteiro et al., 2004), leaving both the magnitude and spatial extent of sardine movements and population structure unclear.

Generally a weak genetic structure is expected in pelagic fish, as adults often disperse over large distances (Waples, 1998). However, across the sardine distribution range, the existence of well-defined geographic and hydrographic boundaries, such as the Almeria-Oran oceanographic front, the Gibraltar Strait, or the narrow continental shelf in the Mediterranean, can structure populations inhabiting adjacent areas and contribute to their isolation as described in others pelagic species (Bacha et al., 2014). Among the methods used to identify stocks, the study of the morphological characteristics of otoliths has been considered an efficient tool for fish stock identification (Campana and Neilson, 1985). Otolith

shape analysis has recently been widely used with success in stock identification of various marine fish species, including small pelagic fish such as anchovy (Bacha et al., 2014; Gonzalez-Salas and Lenfant, 2007), Atlantic herring (Burke et al., 2008), and horse mackerel (Stransky et al., 2008b). This method has proven successful in resolving fish stock structure in high gene flow systems, where environmental heterogeneity exists (Bacha et al., 2014). Otolith shape is markedly species specific, but also shows intra-specific geographic variation in relation to environmental factors (Cardinale et al., 2004; Vignon, 2012). The aim of this study was to perform otolith-shape analysis to investigate the population structure of the European sardine, a pelagic species with large effective population sizes and high dispersal capabilities and gene flow. Overall, 15 sampling localities were used in the Northeast Atlantic and Mediterranean Sea, covering almost its entire distribution range. The results are discussed in relation to the environmental conditions, oceanographic features, and physical barriers to dispersal in the study area. These were then compared with those obtained by previous genetic, morphometric, and meristic studies.

Materials and Methods

Sampling

Samples of sardine were collected from research vessels and landing ports, from 15 different areas in the Northeast Atlantic and Mediterranean Sea (details are summarized in Table III.11 and Figure III.8). The sites were selected in order to cover as much as possible the whole geographical range of the species. In the laboratory, 1400 individuals were measured (total length TL, mm) to the nearest 1 mm, and weighed (total weight W, g) with a precision of 0.1 g. Sagittal (left and right) otoliths were then extracted, washed and cleaned in distilled water, and then dried. Overall, 1079 right otoliths with no damage or crystallization were used in this study.

Table III.11 : Sampling data of sardine and number of otoliths used in shape analysis.

Area	Country	Code	Locality	Mean TL(cm) \pm SD min - max	n Otoliths
Atlantic Northeast	France	1	English Channel	11,12 \pm 1,09 (10.4 - 13.6)	55
	France	2	Bay of Biscay	19.8 \pm 1.278 (16.6 - 23)	48
	Portugal	3	Aveiro	20.85 \pm 1 (17.9 - 23.8)	86
	Portugal	4	Gulf of Cadiz	18.2 \pm 1.025 (16.3 - 20.1)	22
	Morocco	5	Casablanca	15.85 \pm 0.724 (14.1 - 17.6)	53
Southern Alboran sea	Morocco	6	Nador	14.7 \pm 0.732 (12.9 - 16.5)	82
	Algeria	7	Benisaf	13.75 \pm 1.213 (10.5 - 17)	95
Algero Provençal Basin	Algeria	8	Bejaia	13.75 \pm 1.434 (10.5 - 17)	197
	Algeria	9	Annaba	13.75 \pm 1.397 (10.5 - 17)	101
Gulf of Gabès	Tunisia	10	Mahdia	15.25 \pm 1.535 (12.2 - 18.3)	119
Marmara Sea	Turkey	11	Istanboul	12.35 \pm 0.868 (10.5 - 14.2)	62
Aegean Sea	Greece	12	Kavala	14.31 \pm 1.070 (12.6 - 16.7)	40
Gulf of Lion	France	13	Marseille	10.65 \pm 0.541 (9.4 - 11.9)	49
Catalan Sea	Spain	14	Blanes	14.45 \pm 0.741 (12.8 - 16.1)	53
Levantine Sea	Lebanon	15	Beyrout	12,14 \pm 0,26 (11.3 - 13)	17

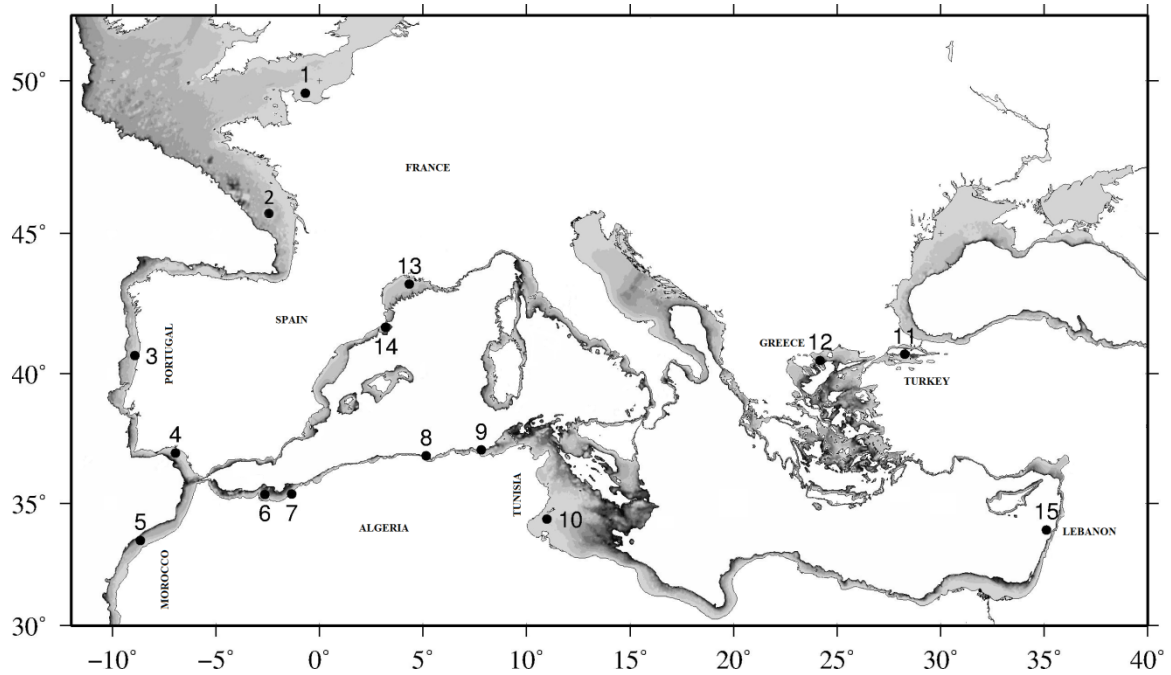


Figure III.8 : Map of sampling locations. The dashed zone shows the continental shelf and the area of distribution of the species.

Image acquisition and shape measure

To minimize distortion errors within the normalisation process during image analysis, the otoliths were placed on a microscope slide with the sulcus facing downwards and the rostrum always pointing in the same direction (upwards). The otolith outlines were digitised using an image analysis system consisting of a high resolution Sony video camera connected to an optical microscope. The microscope magnification was adjusted to the size of the otoliths to ensure as high resolution as possible, varying between 16x and 18x. High contrast video images were obtained using transmitted light, producing dark two-dimensional objects with a bright background. Each digitized image was then analyzed using an image analysis software (TNPC 5.0, NOESIS) to measure its area (A_o), perimeter (P_o), maximum length (L_o), and maximum width (W_o) (Figure III.9). Otolith shape indices, including circularity, ellipticity, rectangularity, form-factor, roundness, and aspect ratio were then calculated (Table III.12) (Tuset et al., 2003).

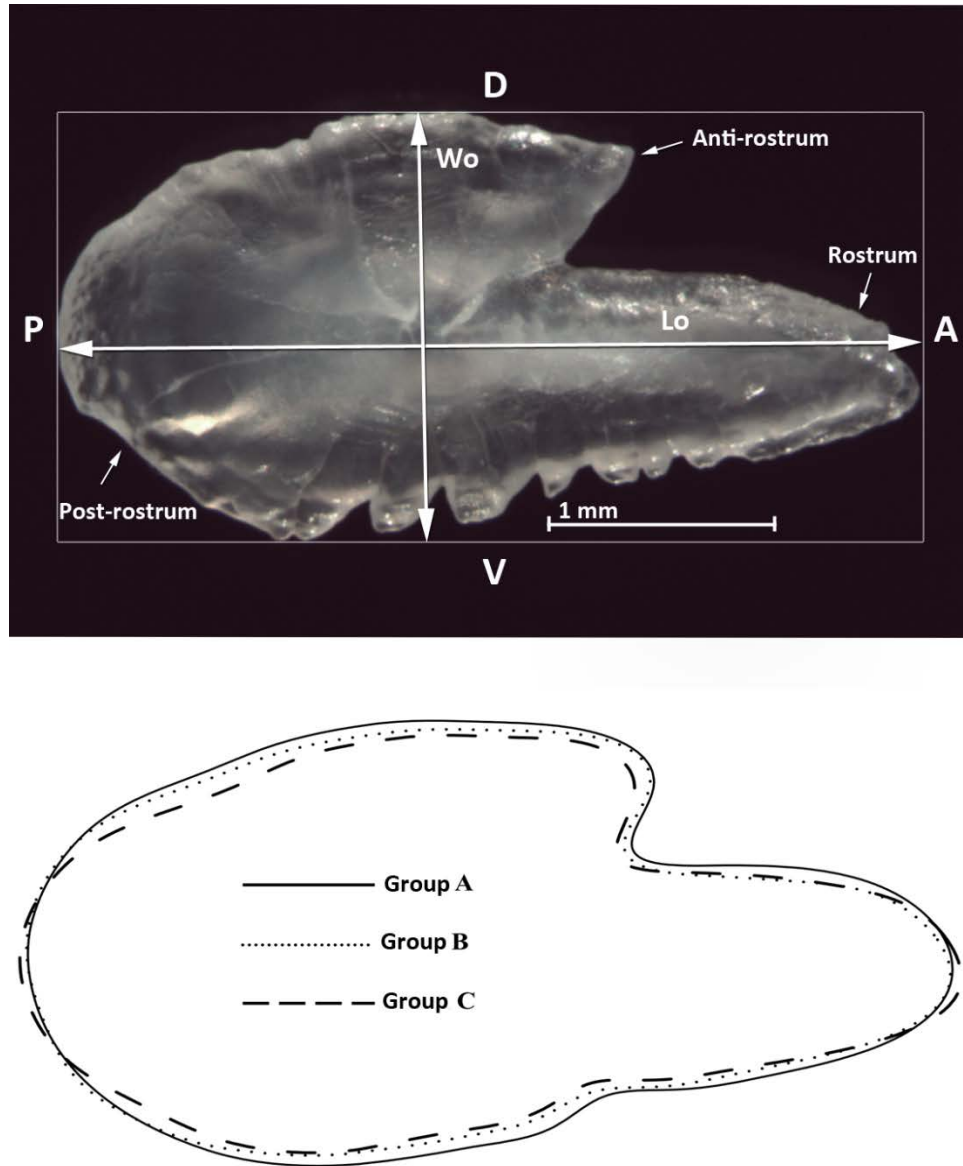


Figure III.9 : (Above) otolith of *S. pilchardus*. The notation Lo, Wo, V, D, A and P refer to the maximum length, maximum width, ventral, dorsal, anterior and posterior on the otolith. (Below) average shapes of the otoliths from the three groups identified, based on mean Fourier descriptors FDs within each group.

Table III.12 : Otolith size parameters and resulting shape indices utilized for the shape analysis.

Size base	Shape indices
Area (A)	Circularity (Cir) = P/A^2
Perimeter (P)	Rectangularity (Rec) = $A/(OL \times OW)$
Otolith Length (OL)	Form-Factor (FF) = $(4 \pi A)/P^2$
Otolith Width (OW)	Ellipticity (EL) = $(OL - OW)/(OL + OW)$
	Roundness (Rnd) = $(4A)/(\pi OL^2)$
	Aspect Ratio (AR) = OL/OW

The method of elliptic Fourier descriptors was used in accordance with the procedures suggested by (Kuhl and Giardina, 1982), and calculated with Shape software (Iwata and Ukai, 2002). The Fourier power (FP) spectrum was calculated to determine the sufficient and necessary number of harmonics for the best reconstruction of the otolith outline. As the first 13 harmonics reached 99% of the mean cumulated power, the Fourier analysis indicated that the otolith shape of *S. pilchardus* could be summarized by these thirteen harmonics, i.e. 52 ($13 \times 4 = 52$) Fourier descriptors (FDs). The first harmonic represents the starting point of the outlines, and is not relevant to a shape analysis. Consequently, the coefficients corresponding to this harmonic were eliminated (Gonzalez-Salas and Lenfant, 2007).

Size correction and multivariate analyses

The six shape indices were corrected to avoid body size and allometric effects that occur during otolith growth (Lombarte and Lleonart, 1993). The power model, i.e. $Y = aX^b$, was fitted using logarithmic transformation to homogenize the residuals. Each measurement Y was transformed into Z , according to $Z_i = Y_i(X_i/X_t)^b$, where X_i is the otolith length of the i -th specimen in the sample, and X_t is the total reference total body length (12.47 cm), b was estimated for each morphometric character as the slope of the regression between $\log Y_i$ and $\log X_i$ (Lleonart et al., 2000; Thorpe, 1975).

Correlation between transformed variables and total length were calculated to test whether the data transformation was effective in removing the effect of size in the data. A Principal Component Analysis (PCA) based on the correlation matrix from the standardized variables (Torres et al., 2000) was carried out to reduce the number of dimensions without the loss of information (Sadighzadeh et al., 2014). This method has a number of advantages as PCs describe variance in decreasing order, minimising the risk of leaving out important variables,

effectively reducing the number of variables, and simplifying the statistical analysis (Rohlf and Archie, 1984). It also avoids problems associated with colinearity in the descriptor variables. Only the PCA variables that explained more than 1% of variability were used subsequently. Linear discriminant analysis (LDA) was performed with shape indices and FDs pooled together to detect morphometric differences in the otolith shape between areas (SAS version 9.3; SAS Institute, Inc. 2013). The classification success into groups was tested by jack-knife cross-validation, and Wilks' λ was used to evaluate the discrimination power.

Hierarchical cluster analysis, based on the Euclidean distance single linkage between mean size-corrected Fourier descriptors and shapes indices in each sampling area, was used for classification and ordination of fish into groups. Comparisons between regions were conducted using a permutational multivariate analysis of variance [PERMANOVA; (Anderson, 2005), and was based on the Bray-Curtis dissimilarity measure (4,999 random permutations)]. For comparison of geographical differences between otolith shapes, size-normalized average shapes were calculated from the mean FDs for each stock, and presented as an overlay graph of the reproduced outlines. Analyses and tests were carried out using the SAS 9.3 (2013) and PAST3.

Results

The effect of sardine size on the otolith shape was successfully eliminated, and the size-correction greatly reduced the correlation between otolith shape and fish lengths ($r^2 < 0.001$). Both otolith shape indices and the elliptic Fourier descriptors (FDs) were significantly different among the sampling sites (PERMANOVA, pseudo-f: 7.522, $p = 0.0002$).

The principal components analysis of standardized variables showed that the first two principal components (PC) account for 48% of the total variance (36% for PC1, 12% for PC2). Only 30 PCA variables (rectangularity and 29 FDs) that explained more than 1% of variability were used in the LDA (Figure III.10). The jack-knife classification results of the area samples showed overall classification success of 58% (Table III.13). The percentage of correct classification for individual ranged from 14% (Gulf of Cadiz) to 72% (Gulf of Lion) (Wilk's $\lambda = 0.062$, $p < 0.0001$).

Table III.13 : Jackknife classification matrix of the discriminant analysis between sampling areas. The percentages in rows represent the classification into the areas given in columns (correct classification in bold and number of otoliths in brackets). Overall classification success: 58 %, Wilks' $\lambda=0.062$, $p < 0.0001$)

Areas	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	60 (33)	0 (0)	4 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	4 (2)	11 (6)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	13 (7)	7 (4)
2	4 (2)	64 (30)	19 (9)	0 (0)	4 (2)	0 (0)	0 (0)	4 (2)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1)
3	1 (1)	11 (9)	67 (56)	0 (0)	4 (3)	0 (0)	6 (5)	2 (2)	2 (2)	4 (3)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	4 (3)
4	0 (0)	5 (1)	19 (4)	14 (3)	5 (1)	10 (2)	10 (2)	10 (2)	14 (3)	10 (2)	5 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
5	0 (0)	0 (0)	14 (7)	0 (0)	27 (14)	20 (10)	4 (2)	16 (8)	6 (3)	6 (3)	4 (2)	0 (0)	0 (0)	4 (2)
6	0 (0)	1 (1)	2 (2)	0 (0)	9 (7)	51 (41)	2 (2)	23 (19)	5 (4)	4 (3)	2 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
7	1 (1)	1 (1)	4 (4)	0 (0)	1 (1)	4 (4)	62 (58)	12 (11)	9 (8)	5 (5)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
8	1 (2)	1 (1)	1 (1)	1 (1)	2 (3)	4 (7)	6 (12)	71 (139)	8 (15)	4 (8)	2 (3)	2 (1)	1 (2)	1 (1)
9	5 (5)	2 (2)	2 (2)	2 (2)	0 (0)	4 (4)	9 (9)	21 (21)	44 (44)	3 (3)	2 (2)	0 (0)	5 (5)	1 (1)
10	0 (0)	1 (1)	1 (1)	1 (1)	0 (0)	2 (2)	1 (1)	13 (15)	4 (5)	67 (81)	2 (2)	3 (4)	0 (0)	4 (5)
11	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (2)	5 (3)	0 (0)	8 (5)	3 (2)	0 (0)	51 (31)	8 (5)	18 (11)	3 (2)
12	0 (0)	0 (0)	8 (3)	0 (0)	0 (0)	3 (1)	0 (0)	6 (2)	0 (0)	25 (9)	11 (4)	39 (14)	6 (2)	3 (1)
13	4 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	8 (4)	2 (1)	2 (1)	8 (4)	2 (1)	72 (35)	0 (0)
14	8 (4)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	4 (2)	0 (0)	13 (7)	0 (0)	6 (3)	10 (5)	4 (2)	2 (1)	52 (27)

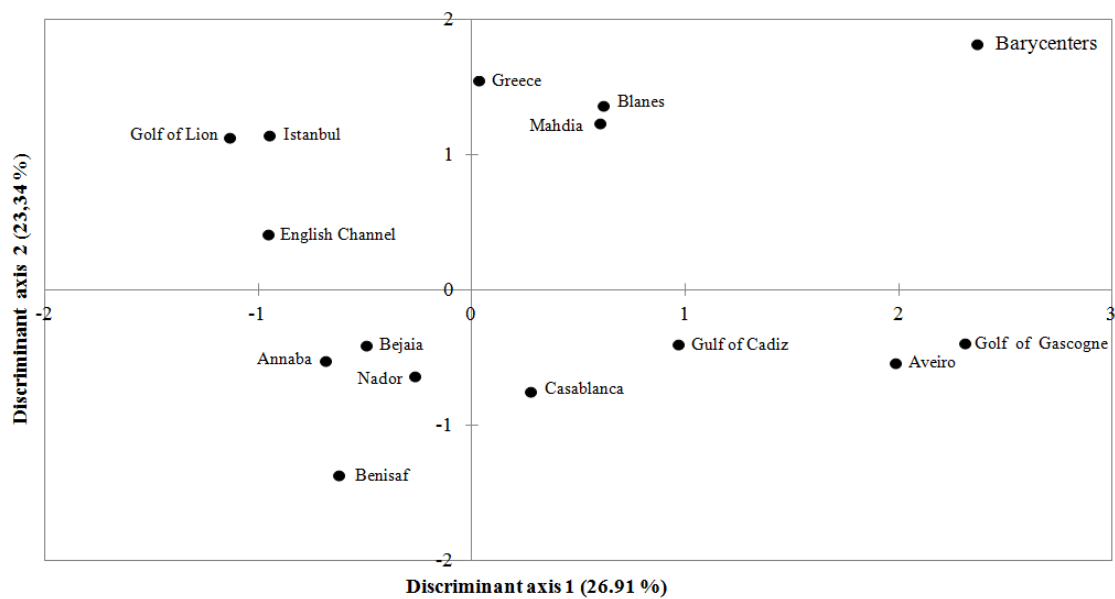


Figure III.10 : Linear Discriminant Analysis (LDA) scores for the classification of otoliths of *S. pilchardus* by sampling areas (14 areas) based on pooled data of shape indices and Fourier descriptors (only barycenters are shown). The Lebanon sample is not represented.

The highest misclassification percentages were observed within areas 10 to 14 (up to 25%), within areas 4 to 9 (up to 23%), and up to 19% within areas 2 and 3. Area 1 (English Channel) misclassified into area 13 (Gulf of Lion) up to 13% (Table III.13). The sample from

Table III.14 : Overall PERMANOVA comparison among regions for combined sardine otolith shape and elliptical Fourier coefficients, including pairwise comparisons between groups.

Variables	Stocks	F	p
Combined Fourier coefficients and shapes	all	30.22	0.0001
	A/B	42.87	0.0001
	A/C	29.12	0.0001
	B/C	23.25	0.0001

Pair wise comparison detected differences between groups A and B ($p < 0.0002$), groups A and C ($p < 0.0002$), and groups B and C ($p < 0.0002$). To validate the separation of these three groups, a LDA of these groups was carried out, revealing an overall correct classification of 77%. The highest misclassification were observed between groups B and C (up to 23), suggesting a greater connection between these two groups (Wilk's $\lambda = 0.347$, $p < 0.0001$) (Table III.15).

Table III.15 : Jackknife classification matrix of the linear discriminant analysis between the three groups. The percentages in rows represent the classification into the groups given in columns (correct classification in bold and number of otolith in brackets). Overall classification success: 77 %, Wilks' $\lambda=0.347$, $p < 0.0001$)

Stocks	A	B	C
A	71 (94)	15 (20)	14 (18)
B	3 (15)	87 (470)	10 (58)
C	3 (10)	23 (86)	74 (274)

The reconstruction of the shape outline from the average harmonics showed distinct differences between the three clusters identified by LDA (Figure 2). The highest between groups variation clearly occurred in the width direction of the otolith. Shape variation between the three groups was highest on the dorsal and ventral outline, where an intermediate position of the group B otolith shapes was apparent. Only small differences between average shapes of groups B and C were observed, except in the anti-rostrum and dorsal part. Otoliths from group A were wider and slightly shorter than groups B and C.

Discussion

Otolith shape analysis of European sardine showed significant variation among the collection locations in the northeast Atlantic and Mediterranean Sea. Three distinct groups could be

discerned: group A, northern Mediterranean Sea and Gulf of Gabès; group B, northern Atlantic Morocco to south Alboran-Algero-provençal coasts; and group C, European Atlantic coast. These results largely confirm several previous studies that suggested the existence of two sub-species of sardine. These were based on phenotypic variation, mainly the allometric relationship between the number of gillrakers and sardine size, such as *S. p. pilchardus* in the eastern Atlantic, from the North Sea to southern Portugal (resembling group C); and *S. p. sardine* in the Mediterranean Sea and off the northwest African coast resembling groups A (Andreu, 1969; Torres et al., 2000) and B (Parrish et al., 1989). Present results suggested a distinction between northern and southern Mediterranean populations, except for samples from the Gulf of Gabès (Tunisia), which were associated with the northern Mediterranean. A recent genetic study also found that a sardine population from Tunisia was closely related to the Adriatic and Ionian sardine samples (Fadhlaoui-Zid et al., 2010). With morphometric landmarks analysis it showed high level of overlapping among European anchovy from Sicily and Tunisia (Traina et al., 2011). They suggested that a trophic migration by adult fishes is likely to occur along the narrow passage in the north-western part of the Strait of Sicily. In the Mediterranean Sea, sardines do not perform long migrations between feeding, spawning, and juvenile grounds (Giannoulaki et al., 2011). In the southern part of the Mediterranean Sea, the continental shelf is mostly a narrow coastal fringe with the exception of the Gulf of Gabès, which is characterized by high productivity (Siokou-Frangou et al., 2010). Because populations that inhabit wide-shelf areas are likely characterized by larval retention mechanisms (Agostini and Bakun, 2002), such as localized favorable habitats along with complex oceanographic and topographic characteristics (i.e. the Strait of Sicily), these most likely reflect the isolation of sardines from southern Tunisia from those of the SW Mediterranean and Morocco Atlantic waters. Sardine samples from Levantine Sea (Lebanon) were different from all other groups. Although highly speculative because of the absence of data from other localities of the southeast Mediterranean, the causes for the isolation of this population may be related to topography and oceanographic barriers (e.g., gyres), or to the existence of a subspecies; hypothesis that need to be tested further.

Several studies aimed to evaluate the genetic structure of sardine in different parts of its entire distribution (see for a review (Kasapidis, 2014)), except in the southern part of the Mediterranean Sea where information on genetic stock structure is rather scarce. The results of these studies, though not completely consistent, mostly point out to a lack of genetic population structure (Spanakis et al., 1989; Tinti et al., 2002). In contrast, genetic studies using highly variable genetic markers and covering a wider geographical area revealed weak

but significant genetic structuring in sardines populations (Atarhouch et al., 2006; Chlaida et al., 2006; Chlaida et al., 2009; Kasapidis et al., 2011; Laurent and Planes, 2007) supporting present results.

Although most genetic studies showed that gene flow between populations of marine fish is high (Waples, 1998), environmental heterogeneity has recently been suggested as an important driving force of divergent selection among populations (Bradbury et al., 2010). Both temperature and salinity have been suggested as shaping adaptive genetic diversity among fish population (Bradbury et al., 2010; Kasapidis et al., 2011; Limborg et al., 2012). Despite high levels of gene flow, a number of studies have recently identified genetic structure among populations of marine fish including Clupeiformes, such as the Atlantic herring (*Clupea harengus*), (Giannoulaki et al., 2011), and the European Sprat (*Sprattus sprattus*), (Limborg et al., 2012), using highly variable genetic markers, such as microsatellites. This is also the case for European sardine, where some loci (possibly under selection) exhibit abrupt changes in allele frequency related to environmental conditions or barriers to gene flow (Kasapidis et al., 2011).

Individuals that reside in different environments are generally expected to exhibit differences (morphology, reproductive patterns, growth rates and mortality), even if they are genetically identical (Heino, 2013). Generally, these variations are related to phenotypic plasticity as a result of different environmental conditions (Cadrin, 2000). Campana and Casselman suggested that environmental factors are generally more influential determinants of otolith shapes than genetic ones (Campana and Casselman, 1993). Otolith shape differences observed in the present study are most likely due to environmental conditions, as they are no or weak genetic differentiation (Kasapidis, 2014). Geographic variations in environmental conditions such as temperature and food availability may have influenced fish growth. Many studies have demonstrated that otolith morphology can vary in response to differences in growth regimes for a range of species (Cardinale et al., 2004). Sardine growth has been extensively studied across its distribution range, and many studies have documented geographic differences in its growth. (Silva et al., 2008; Tsikliras and Koutrakis, 2013), and references therein. Longitudinal (western to eastern Mediterranean) and latitudinal (from the English Channel to north Morocco in the Atlantic) declines in lengths were recorded. Alemany and Alvarez observed significant growth differences in sardine, greater in the Alboran area than in the Spanish Mediterranean coast, and suggested that sardine populations of the Alboran area could belong to the Atlantic subspecies (Alemany and Alvarez, 1993).

Such differences in sardine growth correspond well with the population structure of sardine observed in this study.

The oceanographic processes occurring off the Strait of Gibraltar has been demonstrated to act as barriers to gene flow for many fish species ((Bacha et al., 2014) and references therein). Nevertheless, previous studies showed that some species from the Mediterranean and Atlantic could be distinguished using otolith shape analysis, although these are not always genetically isolated stocks. This is the case for Atlantic saury, *Scomberesox saurus saurus* (Agüera and Brophy, 2011), European anchovy, *Engraulis encrasicolus* (Bacha et al., 2014), the comber, *Serranus cabrilla* (Tuset et al., 2003), and horse mackerel, *Trachurus trachurus* (Stransky et al., 2008b). A genetic study conducted by (Ramon and Castro, 1997) on sardine collected from 10 locations along the northwestern Mediterranean Sea, from the Alboran to the Gulf of Lion, found a discontinuity at the allozymic level in the Almeria-Oran front. The most recent study on the morphometric variability of sardine populations (Silva, 2003) showed that populations are homogeneous along the European Atlantic coast, and that there is a discontinuity at the Strait of Gibraltar between individuals from the Mediterranean Sea, Morocco, and the European Atlantic coast. Our results suggest that the Almeria-Oran front and the Strait of Gibraltar are not an efficient barrier for sardine stocks separation, as there seems to be exchanges between populations of the southwestern Mediterranean Sea and those of the Moroccan Atlantic Ocean coast or Gulf of Cadiz. These results are consistent with those derived from population genetic analyses based on nuclear and mitochondrial data, that failed to detect significant geographical structuring between the Atlantic and the Mediterranean sardine population samples as well (Atarhouch et al., 2006; Gonzalez and Zardoya, 2007). This can be due to the continuous exchange of water masses through the Strait of Gibraltar, with Atlantic water entering the Mediterranean Sea at the surface (up to 150–200 m). This flow makes possible the passive drift of eggs and larvae across the Strait of Gibraltar (Roldan et al., 1998), favouring dispersal towards the southern side of the Alboran Sea along the Moroccan and Algerian coasts. Compared to the European anchovy, characterized by a strong population genetic structure, the European sardine has a simpler genetic and zoogeographic structure (Kasapidis, 2014). The absence of a relationship with oceanographic features might be attributed to its higher mobility and dispersal capacity compared to the European anchovy (Bacha et al., 2014).

Conclusion

Present results support the usefulness of otolith shape analysis for better insight on population structure of European sardine. A complex population structure in the Atlantic Ocean and Mediterranean Sea has been hypothesized, providing a new perspective on sardine fishery stock conservation and management strategies. Indeed, these phenotypic stocks, although not genetically differentiated, may be more or less isolated from each other, and thus react independently to environmental changes and exploitation. For pelagic species with high gene flow, present results highlighted the need to take into account the identification of phenotypic stocks to ensure sustainable fishery benefits and efficient conservation as they may have unique demographic properties and responses to exploitation.

Acknowledgments

We are very grateful for the many colleagues who provide sardine samples: F. Coppin and Y. Verin from Ifremer Boulogne (English Channel, from the scientific cruise CGFS); F. Martinho from University of Coimbra (Aveiro, Portugal); J. Lloret from University of Girona (Catalan Sea, Spain); A. Yahyaoui from university of Rabat (Casablanca and Nador, Morocco); C. Saraux and A. Jadaud from Ifremer Sète (Gulf of Lion, France from the scientific cruise MEDITS); I. Batzakas from Aegean University (Aegean Sea, Greece); L. Bahri from university of Tunis (Gulf of Gabès, Tunisia). We also thank those at www.englisheditor.webs.com for their help with this paper's English proofing. This research was funded by a doctoral grant to S. Jemaa by ULCO and CNRS Libanais.

Chapitre IV

Ecologie Trophique

**IV.1. Etude du régime alimentaire de l'anchois européen
(*Engraulis encrasicolus*) en Atlantique Nord-Est et en
Méditerranée.**

Sharif JEMAA^{1,2}, Perrine CUVILLIERS², Mahmoud BACHA², Gaby
KHALAF¹, Rachid AMARA².

¹Conseil National de la Recherche Scientifique, Centre National des Sciences Marines, BP
534 Batroun, Liban

²Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, UMR 8187 CNRS, Université du Littoral
Côte d'Opale, 32 Avenue Foch, 62930 Wimereux, France

ARTICLE SOUMIS AU JOURNAL SCIENTIFIQUE LIBANAIS

Abstract

The diet of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* was studied at 13 different sites along its geographic distribution range. At all sites, the diet was mainly based on copepods that represented a percentage ranging from 78 to 98% of the prey identified and were found in over 80% of the stomachs analyzed. The dominant copepod species and the various secondary preys such as ostracods, gastropods, and eggs differ by location. Multivariate analyses (AFC, CAH, nMDS) distinguish three groups according to sites: group 1 in the Northwestern Mediterranean, Atlantic, Channel/North Sea; group 2 in the Algero-provençal Basin (Ghazaouet, Bénisaf and Bejaia); and group 3 in the Eastern Mediterranean (Lebanon and Turkey). The differences between groups are based on the presence of specific prey types, such as, zooplankton, cyprid larvae, barnacles in the first group, bivalves and amphipods in the second group, and ostracods, mysids, and euphausiids in the third group. These groupings reflect the dissimilarities of hydrographic characteristics and biological productivity between regions. Examination of the stomach contents highlights the significant presence of plastic (13-16% of the content in some sites), where the vast majority came from fishing gear filaments.

Résumé

Le régime alimentaire de l'anchois européen *Engraulis encrasicolus*, a été étudié au niveau de 13 sites répartis le long de son aire de distribution. Quel que soit le site, le régime alimentaire est basé essentiellement sur les copépodes qui représentent entre 78 et 98% des proies identifiées et qui se retrouvent dans plus de 80% des estomacs analysés. Les espèces de copépodes dominantes et le type de proies secondaires tels que les ostracodes, gastéropodes, œufs, diffèrent selon les sites. Des analyses multivariées (AFC, CAH, nMDS) permettent de distinguer trois groupes de sites : groupe 1 Nord-Ouest de la Méditerranée, Atlantique, Manche/ mer du Nord, groupe 2 bassin Algéro-provençale (Ghazaouet, Bénisaf et Béjaia) et, groupe 3 Méditerranée orientale (Liban et Turquie). Les différences entre les groupes sont basées sur la présence de groupes zooplanctoniques spécifiques comme les larves cypris cirripèdes dans le premier groupe, les bivalves et les amphipodes dans le groupe 2 et les ostracodes, mysidacés-euphausiacés dans groupe 3. Ces groupements reflètent les dissimilarités de productivité biologique et hydrographiques qui existent entre les régions. L'examen des contenus stomacaux met en exergue la présence non négligeable de plastiques (13-16% des contenus à certains sites) dont la grande majorité est constituée de fils de pêche.

Mots-clés : *Engraulis encrasicolus*, Régime alimentaire, Méditerranée, Atlantique.

Introduction

La compréhension du régime alimentaire est à la base de nombreuses études écologiques en milieu marin, et est essentielle à l'élaboration de modèles de réseaux trophiques (Costalago et al., 2014). L'étude de l'alimentation d'une espèce peut permettre d'expliquer les variations de croissance, certains aspects de la reproduction, les migrations et le comportement de recherche et de prise de nourriture. L'analyse du régime alimentaire des populations naturelles se fait le plus souvent de façon indirecte, par l'examen du contenu de l'estomac ou du tube digestif tout entier (Hyslop, 1980).

L'anchois européen *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus 1758), également appelé anchois commun, est un petit poisson pélagique grégaire présent de la côte jusqu'à 150 m de fond. Cette espèce est distribuée dans tout l'Atlantique Est, depuis l'Afrique du sud jusqu'aux mers du Nord et Baltique. Elle est également répandue dans tout le bassin méditerranéen y compris la mer Noire et la mer d'Azov. L'anchois est d'une grande importance économique et écologique. C'est la plus importante ressource de poissons pélagique en Méditerranée (Checkley, 2009). Sa forte biomasse aux niveaux intermédiaires de la chaîne trophique lui confère un rôle écologique important comme lien entre la production planctonique et le niveau trophique des piscivores (Bakun, 2006; Palomera et al., 2007).

L'anchois est essentiellement zooplanctonophage. Il s'alimente d'organismes planctoniques essentiellement des copépodes et en moindre importance des amphipodes, décapodes, euphausiacés, mysidacés, mollusques et parfois des larves de poissons (Plounevez et Champalbert, 1999; Plounevez et Champalbert, 2000; Tudela et Palomera, 1997). Ainsi une alimentation sporadique de phytoplancton est signalée respectivement en mer Noire et dans la mer d'Azov (Bulgakova, 1993; Mikhman et Tomanovich, 1977). L'anchois présente deux comportements alimentaires : il peut se nourrir par filtration en absorbant la matière en suspension dans la colonne d'eau, principalement pendant la journée ou par prédation lorsqu'il repère visuellement une proie de taille importante (Ganias, 2014; Palomera et al., 2007; Plounevez et Champalbert, 2000). Cela fait de lui une espèce opportuniste capable de maximiser sa prise alimentaire en utilisant l'un des deux modes de nutrition selon les conditions environnementales rencontrées comme la concentration ou le type de proies (Van der Lingen et al., 2009).

De nombreuses études se sont penchées sur le régime alimentaire des anchois dans différentes zones: en Méditerranée: au niveau du golfe du Lion (Palomera et al., 2007;

Plounevez et Champalbert, 2000), de la mer Catalane (Palomera et al., 2007), de la côte algérienne (Bacha, 2009; Bacha et Amara, 2012; Bacha et al., 2010), et de la mer Egée (Catalan et al., 2009) mais aussi plus récemment au niveau de la mer du Nord ou encore de la mer Baltique (Raab et al., 2011). Toutefois, peu d'études ont analysé l'écologie alimentaire de l'anchois en relation avec les conditions environnementales (e.g. (Bacha, 2009)) et aucune étude n'a tenté de comparer le régime alimentaire à grande échelle. Pourtant, comme beaucoup de petits pélagiques, la dynamique des populations de l'anchois est tributaire des conditions environnementales (Checkley et al., 2009). Sur son aire de répartition, l'anchois évolue dans des conditions environnementales variées.

L'objectif de cette étude est d'étudier la variation du régime alimentaire de l'anchois au niveau de 13 sites couvrant une grande partie de l'aire de répartition de l'espèce. Ces sites représentent des régions productives (côtes atlantiques et zones d'upwelling) et des régions oligotrophes comme la Méditerranée (et plus particulièrement sa partie orientale).

Matériel et méthodes

Echantillonnage.

13 sites couvrant une grande partie de l'aire de répartition de l'espèce (Figure IV.1) ont été échantillonnés entre 2007 et 2014 : 3 sites en Manche-mer du Nord, 2 sites en Atlantique et 8 sites en Méditerranée. Les individus récoltés proviennent soit de pêcheries commerciales locales, soit de captures réalisées dans le cadre de campagnes scientifiques comme pour les sites de la Manche et de la mer du Nord (campagnes Ifremer du programme IBTS (International Bottom Trawl Survey), ou du golfe du Lion (campagne Ifremer du programme PELMED (PELagiques MEDiterranée)). Les poissons récoltés ont été rapidement congelés puis les estomacs prélevés et conservés dans de l'éthanol à 95°. L'étude du régime alimentaire porte sur les adultes uniquement (taille supérieure à 8 cm). Le nombre d'estomacs traités et la longueur des poissons sont présentés dans le Tableau IV. 1.

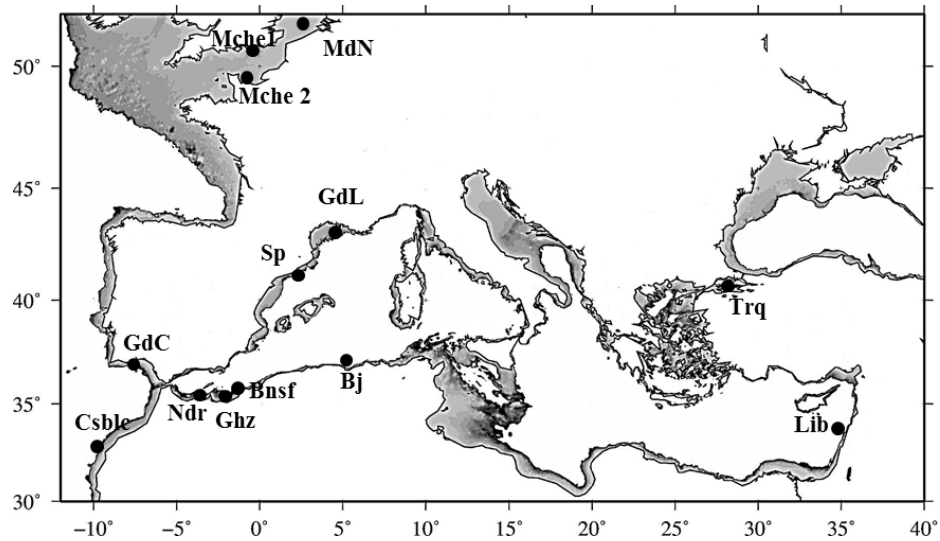


Figure IV.1 : Localisation des sites d'échantillonnages. Les codes sont présentés dans le tableau IV.1. Le grisé représente la limite de la bathymétrie 500 m.

Etude des contenus stomacaux

Pour chaque estomac un indice de remplissage est attribué selon la résistance de la paroi à la pression de la pince. Il y a plusieurs degrés de remplissage; 0 (vide), 1/4, 2/4, 3/4, 4/4 (plein). Après ouverture de l'estomac, les proies sont soigneusement séparées les unes des autres, puis identifiées et comptées. Selon l'état de digestion et de conservation, les proies sont en général déterminées à la classe, sous-classe ou à l'ordre en utilisant les clés de détermination (Larink et Westheide, 2011; Rose, 1933; Trégouboff et Rose, 1957). Pour les copépodes, seule l'espèce majoritaire dans chaque contenu stomacal est déterminée, si l'état de dégradation le permet. Cet examen est réalisé à la loupe binoculaire et/ou au microscope pour la détermination à l'espèce. Les détritits retrouvés dans l'estomac (matières plastiques, verre, etc.) sont également dénombrés, et les résidus de fils de pêche sont classés par couleur.

Tableau IV.1 : Récapitulatif des sites et des échantillons analysés : A-H ; automne-hiver. P-E : printemps-été. LT : longueur totale.

Région	Code	saison	Zone	Date	nb d'Estomac	LT cm ± SD
Mer du Nord	MDN	A-H	Mer du Nord	janv-14	30	10.96 ± 0.54
Manche 1	Mch1	A-H	Manche	nove-13	30	9.79 ± 0.71
Manche 2	Mch2	A-H	Manche	janv-14	19	11.48 ± 2.45
Portugal	GdC	P-E	Atlantique	mai-13	30	12.06 ± 0.54
Casablanca	Csbl	A-H	Atlantique	fév-13	30	12.67 ± 0.98
Nador	Ndr	A-H	Mer d'Alboran	fév-14	30	13.55 ± 0.76
Ghazaouet	Ghz	A-H	Bassin Algero-Provençal	déc-07	74	13.58 ± 1.41
Bénisaf	Bnsf	A-H	Bassin Algero-Provençal	déc-07	92	12.35 ± 2.20
Béjaia	Bj	P-E	Bassin Algero-Provençal	janv et mai-07	84	12.96 ± 1.68
Liban	Lib	P-E	Bassin Levantin	juin-12	10	8.38 ± 0.83
Turquie	Trq	P-E	Mer de Marmara	avr-13	8	11.71 ± 1.41
Golfe de Lion	GdL	P-E	Nord-Ouest Méditerranée	juil-13	30	9.96 ± 0.28
Espagne	Sp	A-H	Mer Catalane	oct-13	30	12.96 ± 0.58

Une estimation de l'intensité de l'alimentation est calculée par le biais du coefficient de vacuité (CV) de l'estomac. Il permet d'analyser l'intensité de l'activité alimentaire et correspond au pourcentage d'estomacs vides (EV) par rapport au nombre total (NT) d'estomacs analysés.

$$CV = \frac{EV}{NT} \times 100$$

Pour chaque catégorie de proies, des indices alimentaires sont calculés selon Hyslop (1980) et décrits ci-dessous :

La fréquence d'occurrence, fournit une image qualitative du spectre alimentaire d'une population ou d'une sous-population. C'est le rapport entre le nombre d'estomacs contenant une proie donnée (n), et le nombre total d'estomacs pleins examinés (N), exprimé en pourcentage :

$$O\% = \frac{n}{N} \times 100$$

La fréquence numérique renseigne sur le comportement alimentaire du prédateur. C'est le rapport entre le nombre d'individus d'une proie donnée (n), et le nombre total de diverses proies (N), exprimé en pourcentage.

$$N\% = \frac{n}{N} \times 100$$

Pour mettre en évidence les préférences alimentaires de l'anchois, nous avons utilisé le graphique de Costello (1990) qui représente la fréquence numérique en fonction de la fréquence d'occurrence.

Comme estimation de la productivité biologique planctonique sur l'aire de répartition de l'anchois, nous avons utilisé la concentration en chlorophylle *a* de surface obtenue à partir des données satellitaires (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/>). Des moyennes saisonnières (printemps-été : du 15 mars au 15 septembre, automne-hiver : du 15 septembre au 15 mars) sur trois ans (2010-2013) ont été calculées pour mettre en relation le régime alimentaire et la productivité biologique.

Analyses statistiques

Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) a été réalisée pour visualiser les variations du régime alimentaire des anchois échantillonnés aux différents sites. L'AFC est représenté graphiquement à partir des données de fréquence d'occurrence, afin de déterminer le plan de distribution des proies et des stations. Les proies accidentelles ($O\% < 10$) sont éliminées (Bacha, 2009; Sinclair et Zeppelin, 2002). Une classification hiérarchique ascendante (CAH) basée sur l'analyse de Bray-Curtis est utilisée pour regrouper les sites à base de similarité du régime alimentaire. Une Non-metric Multi Dimensional Scaling (nMDS) a été réalisée pour confirmer les résultats du CAH (Faye et al., 2011). Deux tests ont été réalisés, l'ANOSIM et le SIMPER respectivement pour tester la similarité des proies entre les sites et pour trouver les proies caractéristiques et discriminantes pour chaque groupe de sites. Les logiciels utilisés pour les analyses statistiques sont XLSTAT et PRIMER6.

Résultats et Discussion

Remplissage des estomacs

549 estomacs d'anchois ont été analysés. Pour tous les sites étudiés, le coefficient de vacuité est faible. Sa valeur varie entre zéro où tous les estomacs sont pleins (mer du Nord, Casablanca et Ghazaouet) et un max de 56.57% en Espagne (Figure IV.2). Le coefficient de vacuité varie selon la saison, il est plus élevé en automne-hiver qu'au printemps-été. Les faibles valeurs de l'indice de vacuité peuvent être un indice de la disponibilité de la nourriture et/ou de la fréquence de l'activité trophique de l'anchois. La productivité biologique est variable selon les sites étudiés. La Méditerranée est une mer chaude et oligotrophe, présentant un gradient d'appauvrissement d'Ouest en Est et du Nord au Sud. On constate des pics de productivité au niveau de certaines côtes : Tunisie, Est de l'Italie, Golfe du Lion et Sud de

l'Espagne. L'Atlantique, la Manche et la mer du Nord sont des zones beaucoup plus riches (Figure IV.3). Toutefois, il n'existe pas de corrélation entre le coefficient de vacuité des estomacs et la concentration moyenne en chlorophylle *a* des différents sites étudiés ($R^2 = 0.008$; $p = 0.751$). Le long des côtes Algériennes, Bacha et Amara (2012) n'ont pas trouvé de corrélation entre la concentration en chlorophylle *a* et la croissance, la condition et l'indice de vacuité des juvéniles d'anchois. Dans d'autres études, la concentration en chlorophylle *a* semble être un bon indicateur de la disponibilité de la nourriture pour l'anchois (Bacha, 2009; Basilone et al., 2004). Il est à noter que le coefficient de vacuité est à traiter avec prudence, car il repose sur l'estimation du remplissage des estomacs. Il peut varier selon le stade de digestion au moment de l'analyse (Plounevez and Champalbert, 2000) ou le moment de capture du poisson dans la journée (Morote et al., 2010). Enfin, la pêche a pu engendrer chez les poissons un stress important qui a pu entraîner une régurgitation. L'indice de vacuité ne reflète donc pas forcément l'intensité alimentaire du poisson.

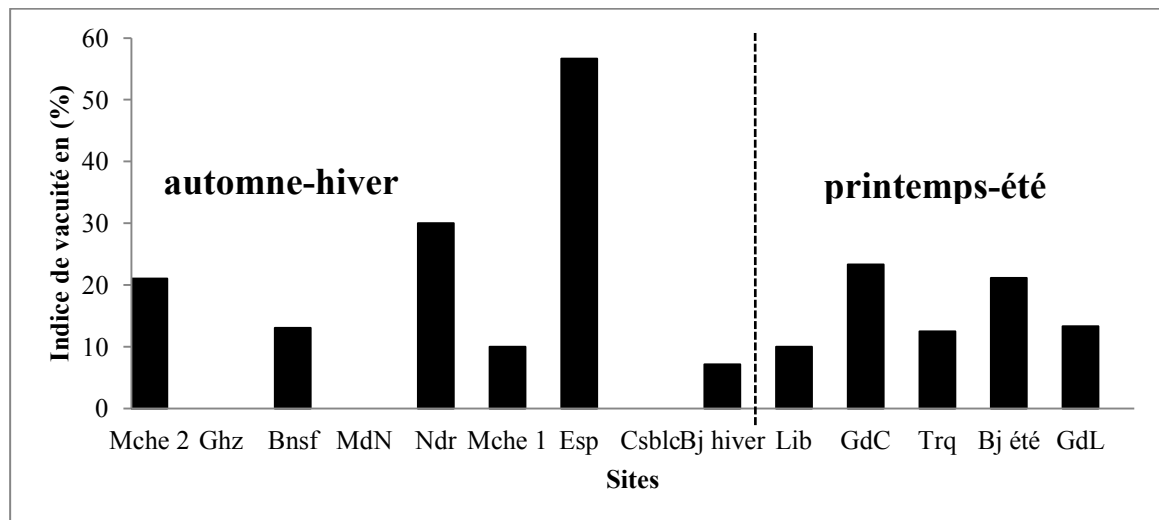


Figure IV.2 : Indice de vacuité (exprimé en pourcentage) aux différents sites étudiés. La ligne hachurée sépare les saisons.

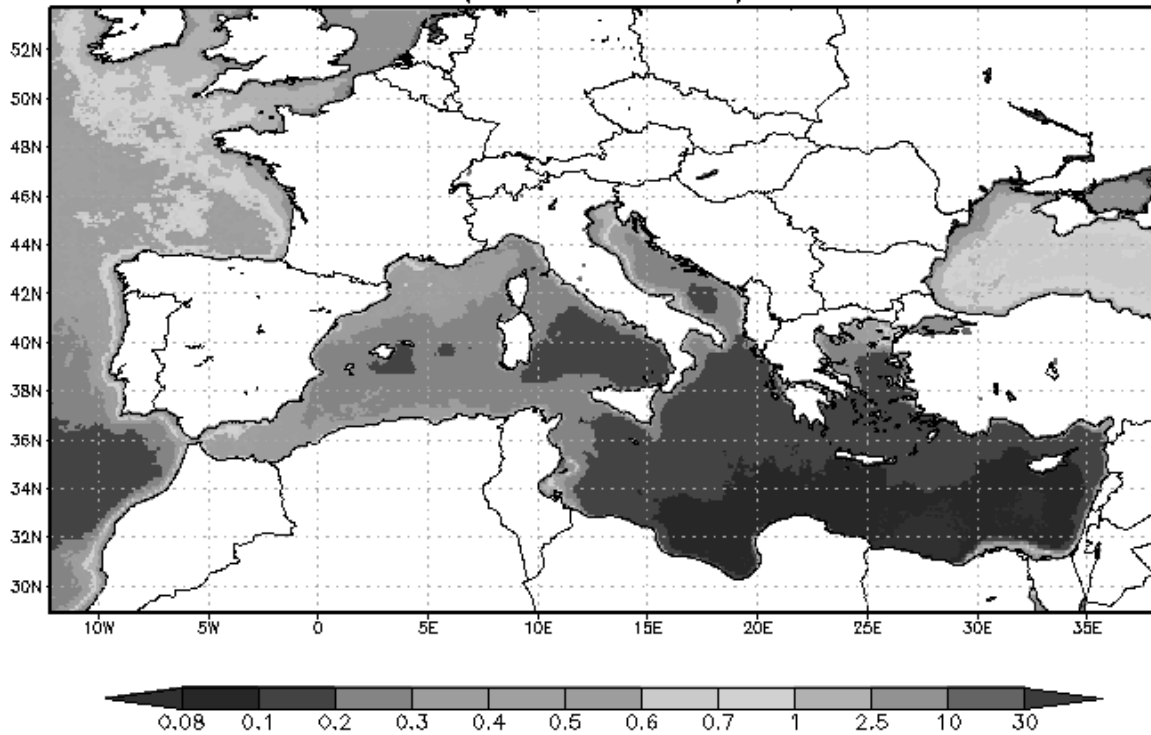


Figure IV.3 : Moyenne annuelle de la concentration en chlorophylle a (mg/m^3) entre janvier 2010 et janvier 2014 dans la zone d'étude. Source (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/>).

Composition du régime alimentaire de l'anchois

Pour chaque groupe de proies et pour chaque station, les indices alimentaires O% et N% ont été calculés. Le tableau IV. 2 représente la contribution de chaque catégorie de proies au régime alimentaire de l'anchois. 27 types de proies ont été répertoriés. Les copépodes dominent les contenus de tous les sites analysés ($75 < \text{O\%} < 100$; $78.51 < \text{N\%} < 97.81$), excepté pour un site en Manche et au Liban où les mysidacés-euphausiacés les devancent avec des valeurs respectives ($\text{O\%} = 78.95$; $\text{N\%} = 43.24$) et ($\text{O\%} = 80$; $\text{N\%} = 32.79$). Les proies secondaires sont les mollusques, cladocères ou encore larves de crustacés selon les périodes de l'année et les sites. Aussi, au niveau du golfe de Cadix et du golfe du Lion, on retrouve dans les estomacs des plathelminthes, qui ne font pas partie de l'alimentation des anchois mais qui sont des parasites des poissons que l'on retrouve assez fréquemment à l'intérieur des contenus stomacaux (Larink et Westheide, 2011). Nous avons pu constater que les anchois consommaient également une petite proportion du phytoplancton en hiver à Casablanca, sans doute quand les ressources sont moins importantes. L'alimentation du phytoplancton par les anchois est observée dans les zones d'upwelling (Van der Lingen et al., 2009) et en mer

Noire où elle est attribuée à l'eutrophisation et l'abondance du phytoplancton (Yunev et al., 2005).

L'analyse des contenus stomacaux montre clairement que les anchois sont essentiellement zooplanctonophages. Ils consomment en grande partie des copépodes, espèce dominante dans les estomacs comme cela a déjà été démontré en mer du Nord et mer Baltique (Raab et al., 2011), en mer Catalane (Palomera et al., 2007), dans le golfe du Lion (Morote et al., 2010; Plounevez et Champalbert, 2000), en mer Egée (Catalán et al., 2010) et dans la partie sud de la méditerranée (Bacha, 2009; Bacha et al., 2010). Ceci n'est pas étonnant puisque les copépodes représentent le groupe zooplanctonique majeur en terme de biomasse et d'abondance en Méditerranée (Champalbert, 1996; Frangoulis et al., 2010), en Manche-mer du Nord (Hecq, 1976) et en Atlantique (Beauchard et al., 2014).

Selon les localisations, les espèces de copépodes dominantes à l'intérieur des contenus stomacaux varient : en Manche-mer du Nord, l'espèce *Temora longicornis* est abondante, en Méditerranée, on retrouve plutôt *Temora stylifera*, *Oncaea mediteranea* et *Microsetella rosea*. Les stations plutôt atlantiques se caractérisent par l'espèce *Euterpina acutifrons*. En terme d'espèces de copépodes majoritaires, nous trouvons la même dominance que les auteurs ayant étudié les contenus stomacaux des anchois en mer du Nord (Raab et al., 2011) et au NW de la Méditerranée (Plounevez et Champalbert, 2000). Pour les autres sites, les dissemblances avec ce qui a été trouvé par les différents auteurs peuvent être attribuées à des périodes d'échantillonnage décalées dans le temps, puisque les successions d'espèces sont très variables au cours de l'année (Siokou-Frangou et al., 2010). Les anchois se nourrissent non seulement de petites proies telles que les copépodes *Microsetella rosea* et *Oncaea mediteranea* (taille inférieure à 2 mm), mais aussi de proies de taille plus importantes comme les mysidacés, euphausiacés et amphipodes. Cela résulte de leur alimentation mixte : ils s'alimentent de petites proies lorsqu'ils filtrent l'eau et de proies plus conséquentes lorsqu'ils exercent la prédation (Palomera et al., 2007; Plounevez et Champalbert, 2000). Dans nos échantillons, on peut noter l'absence de cannibalisme. Nous n'avons pas retrouvé d'œufs d'anchois dans les contenus stomacaux examinés. Pourtant, cela a déjà été relaté, pour deux autres espèces d'anchois: *Engraulis capensis* et *Engraulis anchoita* notamment (Valdés et al., 1987).

Tableau IV.2 : Récapitulatif des fréquences d'occurrence (%O) et des fréquences numériques (%N) pour les proies observées dans les estomacs d'anchois analysés aux différents sites.

GROUPES DE PROIES		Bj été		MdN		Mche 2		Ndr		Csblc		GdL		GdC		Lib		Trq		Esp		Mche 1		Bj hiver		Bnsf		Ghz	
		%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N	%O	%N
PHYTOPLANKTON																													
DIATOMEES	DIA	-	-	-	-	-	-	-	-	3.33	0.06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
FORAMINIFERES	FOR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.67	0.04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CNIDAIRES																													
Polypes cnidaires	CNI	-	-	-	-	5.26	0.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PLATHELMINTES	PLA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	0.13	26.67	3.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ANNELIDES																													
Polychètes indéterminés	ANN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	2.92	37.5	0.52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MOLLUSQUES																													
Gastéropodes	GAS	23.08	8.31	33.33	2.02	-	-	-	-	-	-	16.67	0.38	-	-	10	2.27	12.5	0.85	-	-	-	-	30.95	0.60	40.22	3.59	44.59	0.73
Bivalves	BIV	13.46	0.27	-	-	-	-	-	-	-	-	60	1.13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16.67	0.22	3.26	0.06	17.57	0.11
Larves de céphalopodes	LCE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.08	0.03	-	-	-
CRUSTACES																													
Larves nauplius crustacés	LNC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.33	0.02	-	-	10	0.97	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ostracodes	OST	26.92	5.49	-	-	-	-	-	-	-	-	10	0.13	3.33	0.12	60	6.17	62.5	4.74	-	-	-	-	11.9	0.21	15.22	0.32	25.68	0.83
Copépodes	COP	75	85.69	100	89.72	78.95	43.24	100	91.43	100	95.65	96.67	96.26	96.67	78.51	80	32.79	87.5	83.24	100	90.94	100	91.11	94.05	97.81	82.61	83.81	100	81.31
Copépodes parasites	CPA	-	-	-	-	5.26	0.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.09	0.38	1.35	0.01
Cirripèdes																													
Larves cypris cirripèdes	CYP	-	-	-	-	-	-	10	1.05	70	3.32	3.33	0.02	30	1.61	-	-	-	-	-	-	-	-	1.19	0.01	-	-	1.35	0.01
Cladocères	CLA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.33	0.02	10	0.5	-	-	25	2.92	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Mysidacés/Euphausiacés	M+E	-	-	3.33	0.09	78.95	53.15	36.67	3.85	6.67	0.29	6.67	0.13	23.33	0.99	90	24.68	37.5	0.52	23.33	7.81	30	1.32	19.05	0.33	14.13	1.14	29.73	8.81
Décapodes																													
Larves mégalope crustacés	LMC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.33	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Larves de décapodes	LDE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40	2.6	-	-	-	-	-	-	-	-	13.04	0.75	20.27	0.44
Larves zoé décapodes	ZDE	-	-	-	-	5.26	0.9	20	1.4	3.33	0.06	3.33	0.02	80	11.68	-	-	12.50	0.07	-	-	33.33	5.22	-	-	3.26	0.08	1.35	0.01
Larves zoé brachyours	ZBR	9.62	0.11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13.1	0.28	47.82	2.26	48.65	3.14
Larves protozoé brachyours	PBR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10.00	0.65	25.00	0.59	-	-	-	-	-	-	2.17	0.06	1.35	0.01
Larves mégalope brachyours	MBR	1.92	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.38	0.11	39.13	2.64	27.03	0.52
Amphipodes	AMP	9.62	0.11	23.33	1.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	0.97	25	0.22	-	-	3.33	0.12	10.71	0.31	53.26	4.84	48.65	4.07
Œufs non identifiés	ONI	-	-	70	6.06	5.26	0.9	16.67	2.27	23.33	0.46	83.33	1.72	16.67	1.86	50	25.97	50	6.33	16.67	1.25	30	1.92	-	-	-	-	-	-
Fragments crustacés	FCR	-	-	-	-	-	-	-	-	6.67	0.17	-	-	3.33	0.75	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
APPENDICULAIRES																													
	APP	-	-	10	0.46	-	-	-	-	-	-	-	-	10	0.37	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
VERTEBRES																													
Œufs de poissons	OEP	-	-	6.67	0.46	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Larves de poissons	LAP	-	-	3.33	0.09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.95	0.13	2.17	0.03	1.35	0.01

Variation du régime alimentaire

Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) pour les proies et les stations basées sur la fréquence d'occurrence (O%) montre des groupements selon un gradient géographique et non pas saisonnier (les deux saisons hiver et été de Bejaia sont groupées ensemble) (Figure IV. 4).

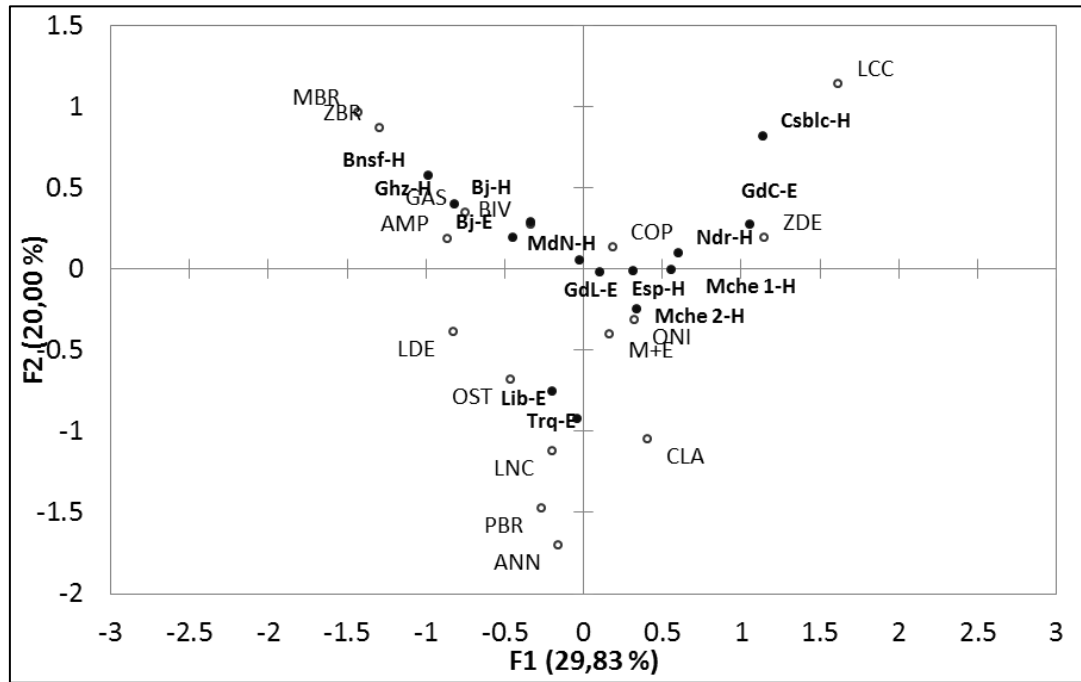


Figure IV.4 : Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) pour les proies et les stations (en gras) basée sur la fréquence d'occurrence (%O), (voir tableau IV.1 pour l'explication des codes).

Une autre AFC (non présentée) faite séparément pour automne-hiver et printemps-été montre les mêmes regroupements que la précédente. Les résultats du cluster mettent en évidence 3 groupes géographiquement distincts (Figure IV.5A): *i)* groupe des sites du nord-est de l'Atlantique, Nador et NW de la Méditerranée, *ii)* groupe de la côte Algérienne (Bnsf, Ghz et Bj), *iii)* groupe de la Méditerranée Orientale (Lib et Trq). Ces résultats sont confirmés par l'analyse multi dimensionnel nMDS (Figure IV.5B). Le stress de Kruskal est estimé à 0.12, ce qui indique une représentation satisfaisante des groupes.

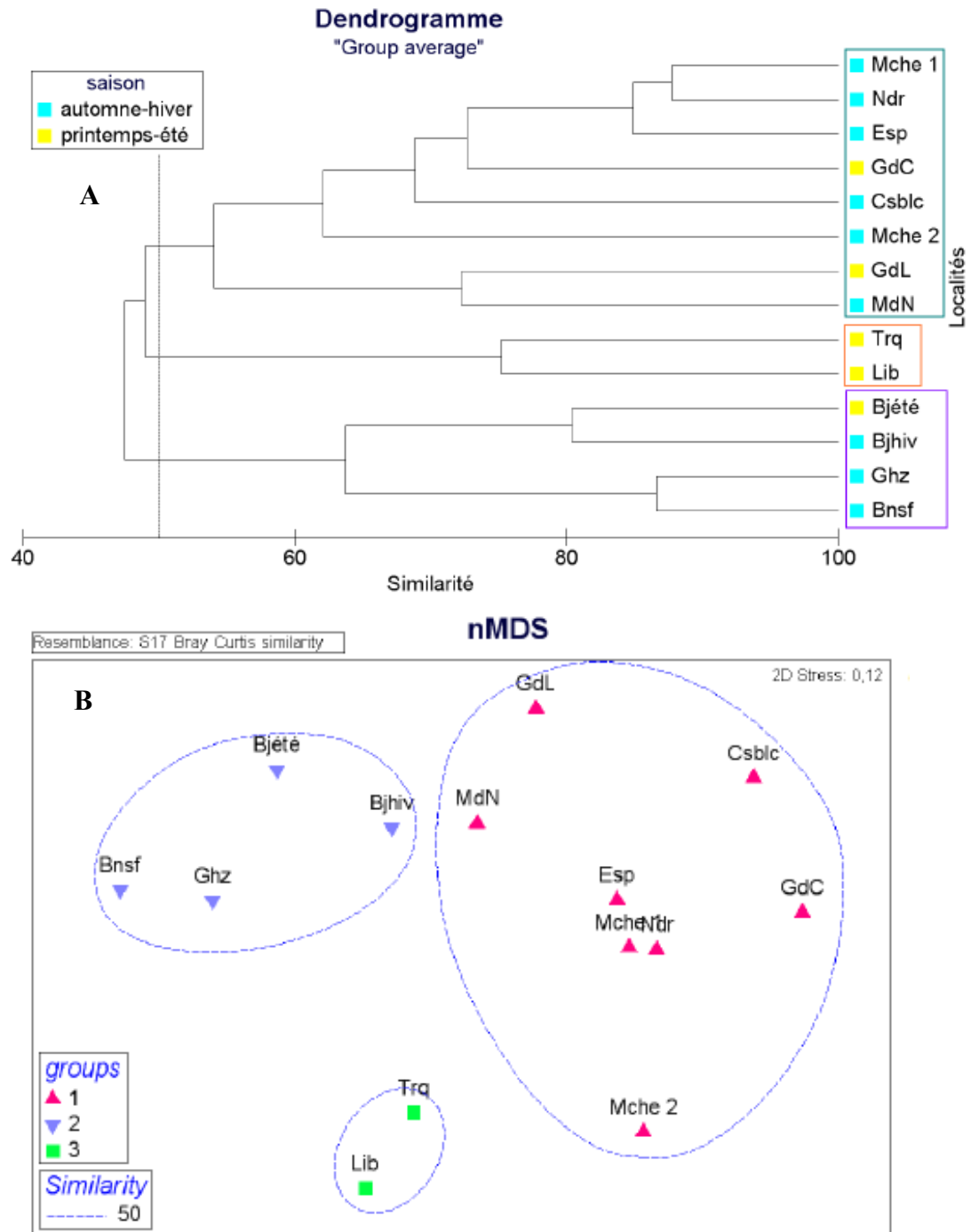


Figure IV.5 : En haut ; Dendrogramme des assemblages des sites selon le régime alimentaire basé sur l'indice de Bray-Curtis et la méthode des groupements moyens. En bas ; Graphique d'ordination en 2D (nMDS) des sites et regroupements selon la similarité du régime alimentaire des anchois.

L'ANOSIM met en évidence une bonne répartition des sites à l'intérieur des groupements ($R_{\text{global}} = 0.768$, $p=0.001$). Le test de comparaison des groupes (pair-Wise test) montre une différence significative entre les groupes 1-2 et 1-3 ($R_{1-2}=0.756$, $R_{1-3}=0.694$, $p_{1-2}=0.002$, $p_{1-3}=0.022$), mais une différence non significative entre les groupes 2-3 ($R_{2-3}=1$, $p=0.067$) (Tableau IV.3).

Tableau IV.3 : Comparaison du régime alimentaire des 3 groupes obtenus par l'ANOSIM et le SIMPER (Amoy 1 et Amoy 2 : abondance moyenne dans le premier groupe et le second groupe).

Groupes	ANOSIM			SIMPER				
	R	P	Dissimilarité moyenne (%)	esp.	A moy 1	A moy 2	contrib (%)	cumulée
1 et 2	0.756	0.002	52.33	ONI	32.74	0	13.17	13.17
				GAS	6.25	34.71	12.1	25.27
				ZBR	0	29.8	11.29	36.56
1 et 3	0.694	0.022	51.04	OST	1.67	61.25	19.93	19.93
				M+E	26.12	63.75	14.01	33.94
				ONI	32.74	50	10.25	44.19
2 et 3	1	0.067	53.47	ONI	0	50	14.81	14.81
				M+E	15.73	63.75	14.45	29.26
				OST	19.93	61.25	12.24	41.5

Dans le premier groupe, constitué du NW de la Méditerranée, de l'Atlantique, de la Manche et de la mer du Nord, le régime alimentaire des anchois est sensiblement le même. Les contenus stomacaux sont peu diversifiés en termes de proies et sont composés majoritairement de copépodes (79 à 100 O %) et de quelques proies accidentelles comme les diatomées, les cnidaires et les foraminifères. A l'intérieur de ce groupe, on trouve la Méditerranée, globalement chaude et oligotrophe, mais dont certaines zones sont riches en raison des caractéristiques hydrologiques particulières. C'est le cas du golfe du Lion et de la mer Catalane, où la présence d'un front (qui la sépare du bassin Algéro-provençale) et les apports fluviaux peuvent contribuer à l'enrichissement des communautés et augmenter considérablement les biomasses zooplanctoniques dans cette région (Champalbert, 1996; Siokou-Frangou et al., 2010). Ces zones présentent de fortes biomasses de copépodes, ce qui tend à rapprocher le régime alimentaire des anchois issus de l'ouest de la Méditerranée à ceux de Manche et de mer du Nord.

Le reste des sites de la Méditerranée sont caractérisés par une plus grande diversité de proies et une moindre importance des copépodes dans le régime alimentaire. Deux groupes ont été identifiés ; le bassin Algéro-provençale et

Méditerranée orientale. Ces groupements reflètent les dissimilarités hydrographiques qui existent entre les 2 bassins (Bacha et al., 2010; Siokou-Frangou et al., 2010). Le bassin Algéro-provençale est une zone sous influence des eaux atlantiques. L'afflux d'eau océanique depuis le détroit de Gibraltar favorise un système de haute énergie, avec de nombreuses structures anticycloniques qui créent des remous permettant la remise en suspension de nutriments et le développement du plancton (Siokou-Frangou et al., 2010). Le régime alimentaire des anchois de cette région est riche en larves mégaloopes et zoé de brachyopes, gastéropodes et amphipodes.

Le groupe de la Méditerranée orientale se caractérise par le régime alimentaire le plus diversifié, notamment avec la présence d'annélides exclusivement à ces stations, des ostracodes et larves nauplius de cirripèdes en grand nombre. Le bassin Levantin est caractérisé par une grande oligotrophie (Krom et al., 1991; Salihoğlu et al., 1990; Siokou-Frangou et al., 2002; Van Wambeke et al., 2002) et de faible niveau de productivité primaire (Ignatiades et al., 2002; Moutin et Raimbault, 2002). Il est moins riche en copépodes, alors on peut supposer que les anchois se nourrissent d'autres proies qui se trouvent en grande quantité comme les annélides (Beauchard et al., 2014) et les ostracodes (Beauchard et al., 2014; Champalbert, 1996) et que l'on trouve dans les estomacs (%F=60%). La mer de Marmara quant à elle est eutrophe (Balkis, 2003), très riche en nutriments et la production primaire y est importante. On y retrouve une grande diversité d'espèces puisqu'elles proviennent de ces deux origines (Beauchard et al., 2014; Isinbilir et al., 2009). De nombreux cladocères et annélides peuplent le bassin une grande partie de l'année (Beauchard et al., 2014; Isinbilir et al., 2009).

Dans les estomacs analysés, nous avons relevé la présence de nombreux fils de pêche et de quelques fragments de plastique. Les fils représentent 13.5 % des contenus en mer du Nord et 15.8 % en Espagne (Figure IV.6). Ces particules proviennent souvent d'éléments communément utilisés dans l'industrie de la pêche comme cela a été révélé au niveau de la Manche (Lusher et al., 2012) ou du gyre Pacifique (Boerger et al., 2010). On les retrouve en grand nombre notamment en Méditerranée, où la configuration semi-fermée de la mer et les apports fluviaux favorisent leur concentration (Collignon et al., 2012). Les plastiques retrouvés en milieu marin sont un problème grandissant. Les poissons peuvent ingérer les

plastiques, provoquant le blocage du tractus gastro-intestinal et la mort. Dans d'autres cas, ils peuvent jouer le rôle de perturbateur endocrinien et affecter les fonctions vitales du poisson comme la reproduction (Lusher et al., 2012).

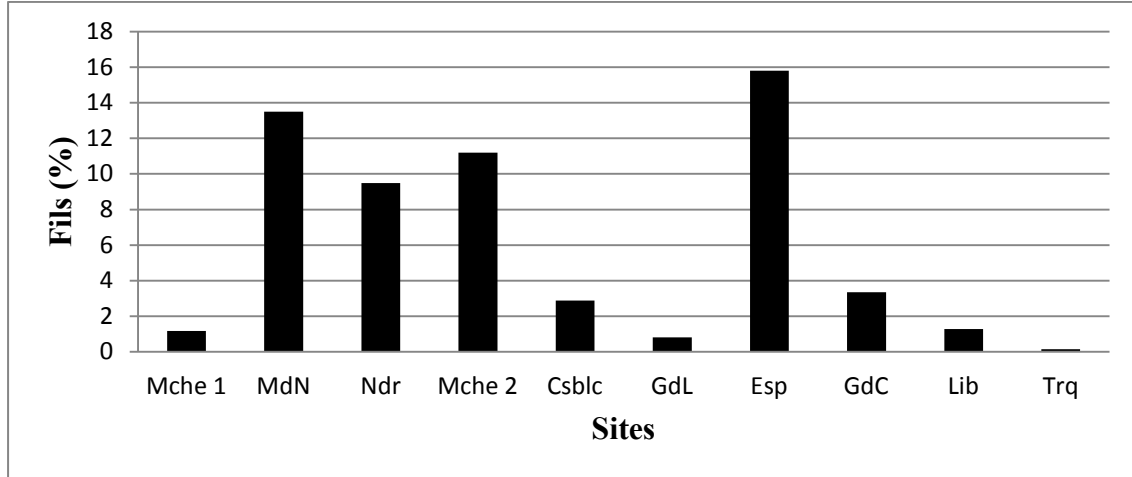


Figure IV.6 : Pourcentage moyen de fils de pêche observés par rapport à l'ensemble des proies dans les estomacs analysés.

Conclusion

Les anchois sont zooplanctonophages et consomment essentiellement des copépodes essentiellement *Oncaea mediterranea*, *Temora stylifera* et *Euterpina acutifrons*. Des variations de régime alimentaire sont observables entre les différents groupes à grande échelle et ce, en dépit de la variabilité saisonnière. Les anchois des sites à caractéristique Atlantique montrent un régime alimentaire assez proche et peu diversifié, tandis que les sites Méditerranéens du Sud et de la partie orientale témoignent d'un régime plus diversifié. L'intensité alimentaire telle que déterminée à partir du taux de remplissage de l'estomac, ne montre pas de relation avec la productivité biologique des différents sites étudiés. L'examen des contenus stomacaux met en exergue l'importance grandissante des plastiques retrouvés en milieu marin. Les fils de pêche représentent presque la totalité des plastiques retrouvés dans les estomacs d'anchois.

Remerciements

Nous tenons à remercier toutes les personnes qui ont contribué à l'échantillonnage de poissons et en particulier Y. Verin de l'Ifremer Boulogne (Manche et mer du Nord); F. Martinho de l'Université de Coimbra (Aveiro, Portugal); J. Lloret de l'Université de Girona (mer Catalane, Espagne); A.Yahyaoui de l'Université de Rabat (Casablanca et Nador, Maroc); C. Saraux et A. Jadaud d'Ifremer Sète (golfe du Lion, France) et l'équipe du bateau scientifique CANA-CNRS Libanais, aussi pour les collègues du Centre National des Sciences Marines. Ce travail a été financé par une bourse doctorale pour S. JEMAA par l'ULCO et le CNRS Libanais.

IV.2. Étude du régime alimentaire de la sardine européenne (*Sardina pilchardus*) en Méditerranée et en Atlantique Nord- est.

Sharif JEMAA^{1,2}, Mélanie DUSSENNE², Mahmoud BACHA², Rachid
AMARA².

¹Conseil National de la Recherche Scientifique, Centre National des Sciences
Marines, BP 534 Batroun, Liban

²Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, UMR 8187 CNRS, Université du
Littoral Côte d'Opale, 32 Avenue Foch, 62930 Wimereux, France

ARTICLE EN PREPARATION

Introduction

La sardine, *Sardina pilchardus* est un petit poisson pélagique se nourrissant presque exclusivement de plancton. Elle a un rôle crucial dans l'écosystème étant donnée qu'elle se situe en position intermédiaire dans le réseau trophique; elle peut avoir un effet sur le plancton qu'elle consomme, et aussi influencer la dynamique de ses prédateurs (poissons piscivores, oiseaux et mammifères marins par exemple) (Costalago et Palomera, 2014). Selon Fu et al. (2012), les espèces marines à grand intérêt commercial sont affectées par plusieurs paramètres d'ordre environnementaux, trophodynamiques et anthropogéniques. La sardine européenne est particulièrement touchée par ce dernier paramètre, étant l'une des espèces les plus pêchées au monde avec l'anchois (*Engraulis encrasicolus*). L'interaction entre ces différents facteurs est complexe, et met en évidence l'importance particulière de connaître chacun d'eux. Costalago et Palomera (2014) soulignent l'intérêt des études concernant l'écologie de la sardine et plus précisément de ses relations trophiques et liens avec l'environnement. L'étude approfondie du régime alimentaire permettrait une meilleure connaissance des réseaux trophiques, et l'amélioration des modèles de pêcheries. La sardine utilise deux modes de nutrition ; le «particulate-feeding» qui est une prise de nourriture volontaire par la bouche, et un «filter-feeding» qui représente la filtration de petites particules grâce aux branchies. La filtration est utilisée pour les petites proies inférieures à 724 μm , tandis que le mode particulaire est utilisé pour les proies supérieures à 780 μm (Garrido et al., 2007). L'adulte de sardine peut passer d'un mode à l'autre en fonction de la taille des particules, non de leur densité (Garrido et al., 2007). L'efficacité du mode de filtration atteint son maximum (80%) pour les particules supérieures à 200 μm . Ceci est différent chez d'autres clupéidés ; selon van der Lingen (1994), *Sardinops sagax* utiliserait le mode particulaire pour des proies supérieures à 1230 μm dans un environnement où l'intensité lumineuse est suffisante pour adopter un comportement de chasse. Cette espèce utiliserait le mode filtration seulement si les petites particules sont en forte concentration. Les sardines adultes utiliseraient essentiellement le mode filtration non sélectif, et reflèteraient donc particulièrement bien la composition du milieu en plancton (Bode et al., 2003). Pour (Margalef, 1960), le mode particulaire serait un moyen de pallier le manque de nourriture. Ces deux modes de prise alimentaire sont possibles grâce à des modifications d'ordre morphologiques. En effet, les juvéniles, incapables de filtrer

efficacement les particules fines, le deviennent après la métamorphose, lorsque le développent des arcs branchiaux, branchio-spines et ceaca pyloriques sont achevés. Ces changements sont à la base de ce que l'on appelle la variation ontogénétique, qui explique la différence de régime alimentaire entre les juvéniles (essentiellement composée de zooplancton) et les adultes (composée de zoo et phytoplancton) (Costalago et Palomera, 2014). L'objectif de cette étude est de contribuer à l'amélioration de la connaissance du régime alimentaire de la sardine et d'étudier ses variations au niveau de 10 sites couvrant une grande partie de l'aire de répartition de l'espèce. Ces sites représentent des régions productives (côtes atlantiques et zones d'upwelling) et des régions oligotrophes comme la Méditerranée (et plus particulièrement sa partie orientale).

Matériel et méthodes

Zones d'échantillonnages

Les sardines ont été échantillonnées au niveau de dix sites (Figure IV.7), choisis de façon à recouvrir l'aire de répartition de l'espèce. Quatre sites se situent en Atlantique (golfe de Gascogne, Portugal Aveiro, golfe de Cadiz, Casablanca), cinq autres en Méditerranée (Nador, Espagne, golfe du Lion, Béjaia et golfe de Gabés) et un site en Manche Est. Les échantillons proviennent de saisons différentes selon les sites. Pour Béjaia, nous disposons de données ultérieurement traitées sur trois saisons (printemps, automne et hiver), ce qui nous a permis de vérifier l'influence de la saison sur le régime alimentaire de la sardine. Le nombre d'échantillon pour chaque site est présenté dans le tableau IV.4.

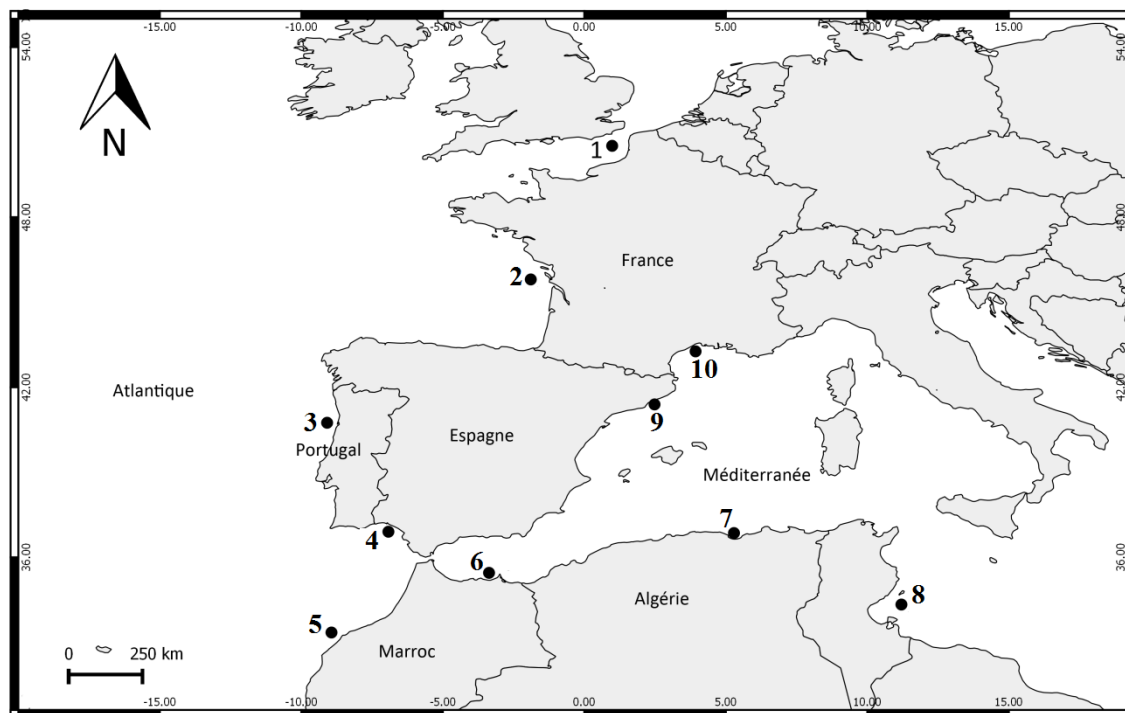


Figure IV.7 : Carte représentant les différentes zones d'échantillonnage des sardines (*Sardina pilchardus*).

Dans tous les sites, les sardines récupérées proviennent de pêcheries commerciales (débarquements), sauf pour les stations de la Manche et du golfe du Lion, dont les sardines proviennent des campagnes scientifiques IBTS (International Bottom Trawl Survey) et PELMED (PELagiques MEDiterranée) d'Ifremer.

Chez la sardine européenne, comme chez de nombreux clupéidés, il existe une variation ontogénétique, c'est-à-dire un changement important entre le régime alimentaire du juvénile et de l'adulte. Notre étude porte sur le régime alimentaire des adultes exclusivement. Nous avons donc sélectionné uniquement des gammes de tailles supérieures à 10 cm pour chaque station.

Tableau IV.4 : Récapitulatif des sites et des échantillons analysés : Abr. : Abréviation, LT : Longueur totale.

Région	Abr.	Code	Saison	Zone	Nb. d'Estomac	LT cm ± SD
Manche	Mne	1	Automne	Manche	10	11.46 ± 0.55
Golfé de Gascogne	GdG	2	Eté	Atlantique	10	17.65 ± 0.75
Portugal Aveiro	P.Av	3	Printemps	Atlantique	10	19.12 ± 0.46
Golfé de Cadiz	GdC	4	Printemps	Atlantique	10	17.37 ± 0.81
Casablanca	Casa.	5	Printemps	Atlantique	10	15.53 ± 0.75
Nador	Ndr	6	Hiver	Mer d'Alboran	10	14.15 ± 0.71
Béjaia	Béj.Pr	7	Printemps	Bassin Igéro-provençal	40	14.85 ± 0.62
Béjaia	Béj.Au	7	Automne	Bassin Igéro-provençal	40	13.10 ± 0.84
Béjaia	Béj.Hi	7	Hiver	Bassin Igéro-provençal	20	12.3 ± 1.44
Tunisie	Tun.	8	Printemps	Golfé de Gabés	10	15.9 ± 0.63
Espagne	Esp.	9	Automne	Mer Catalane	10	14.62 ± 0.70
Golfé du Lion	Gdl	10	Printemps	Nord-ouest Méditerranée	10	11.35 ± 0.43

La détermination des proies contenues dans les estomacs a été réalisée à l'aide de trois ouvrages essentiellement, qui sont ; «Faune de France, copépodes pélagiques» de (Rose, 1933), le «Manuel de planctologie méditerranéenne» de (Trégouboff et Rose, 1957), et enfin le «Coastal Plankton photo guide for European seas» de Otto (Larink et Westheide, 2011).

Pour chaque estomac un indice de remplissage est attribué selon la résistance de la paroi à la pression de la pince. Il y a plusieurs degrés de remplissage ; 0 (vide), 1/4, 2/4, 3/4, 4/4 (plein). Après ouverture de l'estomac, les proies sont soigneusement séparées les unes des autres, puis identifiées et comptées. Selon l'état de digestion et de conservation, les proies sont en général déterminées à la classe, sous-classe ou à l'ordre en utilisant les clés de détermination (Larink et Westheide, 2011; Rose, 1933; Trégouboff et Rose, 1957). Pour les copépodes, seule l'espèce majoritaire dans chaque contenu stomacal est déterminée, si l'état de dégradation le permet. Cet examen est réalisé à la loupe binoculaire et/ou au microscope pour la détermination à l'espèce. Les détritres retrouvés dans l'estomac (matières plastiques, verre, etc.) sont également dénombrés.

Une estimation de l'intensité de l'alimentation est calculée par le biais du coefficient de vacuité (CV) de l'estomac. Il permet d'analyser l'intensité de l'activité alimentaire et correspond au pourcentage d'estomacs vides (EV) par rapport au nombre total (NT) d'estomacs analysés.

$$CV = \frac{EV}{NT} \times 100$$

Pour chaque catégorie de proies, des indices alimentaires sont calculés selon Hyslop (1980) et décrits ci-dessous :

La fréquence d'occurrence fournit une image qualitative du spectre alimentaire d'une population ou d'une sous-population. C'est le rapport entre le nombre d'estomacs contenant une proie donnée (n), et le nombre total d'estomacs examinés (N), exprimé en pourcentage :

$$O\% = \frac{n}{N} \times 100$$

La fréquence numérique renseigne sur le comportement alimentaire du prédateur. C'est le rapport entre le nombre d'individus d'une proie donnée (n), et le nombre total de diverses proies (N), exprimé en pourcentage.

$$N\% = \frac{n}{N} \times 100$$

Pour mettre en évidence les préférences alimentaires de l'anchois, on a utilisé le graphique de Costello (1990) qui représente la fréquence numérique en fonction de la fréquence d'occurrence.

Analyses statistiques

Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) a été réalisée pour visualiser les variations du régime alimentaire des anchois échantillonnés aux différents sites. L'AFC est représentée graphiquement à partir des données de fréquences d'occurrence, afin de déterminer le plan de distribution des proies et des stations. Les proies accidentelles ($O\% < 10$) sont éliminées (Bacha et Amara, 2009; Sinclair et Zeppelin, 2002). Une classification hiérarchique ascendante (CAH) basée sur l'analyse de Bray-Curtis est utilisée pour regrouper les sites à base de similarité du régime alimentaire. Une Non-metric Multi Dimensional Scaling (nMDS) a été réalisée pour confirmer les résultats du CAH (Faye et al., 2011). Deux tests ont été réalisés, l'ANOSIM et le SIMPER respectivement pour tester la similarité des proies entre les sites et pour trouver les proies caractéristiques et discriminantes pour chaque groupe de sites. Les logiciels utilisés pour les analyses statistiques sont XLSTAT et PRIMER6.

Résultats et discussion

Composition du régime alimentaire

Pour chaque groupe de proies et pour chaque station, les indices alimentaires N% et O% ont été calculés (Tableau IV.5). Dans l'ensemble des sites étudiés, le régime alimentaire de la sardine est dominé par le zooplancton, mais du phytoplancton est présent dans certaines régions. Parmi le zooplancton, le groupe des copépodes est souvent majoritaire, mis à part quelques sites où les sardines présentent un régime alimentaire spécifique.

Parmi les 190 estomacs, 27 types de proies ont été répertoriés pour la sardine. Les copépodes sont globalement dominants en nombre (N% moyen= 59.40%) et en fréquence (O% moyen= 90.28%). Cependant, ils ne sont pas toujours les proies préférentielles des sardines, comme le montrent les indices N% et O% qui peuvent varier fortement entre les sites. Des proies secondaires ($10\% < O\% < 50\%$) telles que les ostracodes ou les mysidacés sont présentes dans certaines stations et absentes dans d'autres. D'une manière générale, les proies retrouvées dans les contenus stomacaux appartiennent à des groupes divers, et présentent une large gamme de taille. Cela est expliqué par les deux modes de prise alimentaire que peut utiliser la sardine. Lorsque la nourriture est peu abondante et la lumière faible, elles ont tendance à utiliser la filtration, et ingérer des particules de très petite taille, en général du phytoplancton. En revanche, elles utilisent le mode particulaire lorsque du zooplancton est disponible, et la lumière assez forte pour permettre la chasse (Garrido et al., 2007; van der Lingen, 1994). Le site de Nador se caractérise par la prédominance du phytoplancton dans les estomacs suivis des copépodes. Le régime alimentaire à base de chaetognathes que l'on retrouve dans les contenus stomacaux des sardines de la Manche n'a jamais été rapporté dans la littérature.

Tableau IV.5 : Fréquences d'occurrence (%O) et fréquences numériques (%N) des proies observées dans les estomacs de sardines analysés dans les différents sites.

			Portugal Aveiro		Golfe de Cadix		Golfe de Lion		Tunisie		Casablanca		Nador		Manche		Espagne		Golfe Gascogne		Bejaia - Pr		Bejaia - Hi		Béjaia - Au	
Groupes		Abr.	N%	O%	N%	O%	N%	O%	N%	O%	N%	O%	N%	O%	N%	O%	N%	O%	N%	O%	N%	O%	N%	O%	N%	O%
PHYTOPLANKTON	Phytoplancton NI	Pht	-	-	-	-	-	-	0	10	-	-	56	100	-	-	-	-	0	10	-	-	-	-	-	-
	Dinoflagellé	Din	23	60	1	20	-	-	-	-	-	-	19	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
FORAMINIFERES		For	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CNIDAIRE	Polype	Cni	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CHAETOGNATHES		Chae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	92	100	11	60	-	-	-	-	-	-	-	-
PLATHELMINTHES	Trematodes	Plt	-	-	0	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ANNELIDES	Polychetes	Ann	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	18	0	8	0	10
MOLLUSQUES	Gastéropodes	Gst	-	-	0	10	-	-	0	20	-	-	-	-	-	-	-	-	0	20	1	39	4	15	2	57
	Heteropode	Het	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	7	-	-	-	-
CRUSTACES	Larve Nauplii crustacé	Lna	0	10	-	-	-	-	0	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ostracodes	Ost	-	-	-	-	4	30	0	10	-	-	0	40	-	-	-	-	-	-	0	29	9	69	2	33
	Copépodes	Cop	65	100	85	100	71	100	70	100	99	100	16	100	2	90	34	80	2	40	92	96	82	77	94	100
	Cirripèdes	Cir	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Larve Cypris	Lcy	0	10	6	70	0	10	0	30	0	10	-	-	-	-	-	-	2	80	-	-	-	-	-	-
	Cladocères	Cld	-	-	0	30	13	60	-	-	-	-	1	40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Malacostracés	Euphausiacés	Eup	6	50	-	-	0	10	27	100	-	-	0	20	-	-	52	100	-	-	3	57	-	-	1	27
	Mysidacé	Mys	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	25	1	15	0	20
	Euphausiacé/mysidacé (NI)	E/M	-	-	1	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	10	-	-	-	-	-	-
	Larve Zoé Mysidacé	LZM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Décapode	Larve décapode (NI)	Ldc	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	18	-	-	-	-
	Larve Protozoé brachyoure	LPB	-	-	-	-	-	-	0	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Larve métazoé Brachyoure	LMzB	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	4	-	-	-	-
	Larve Zoé brachyoure	LZB	0	10	0	10	-	-	0	10	1	100	-	-	0	20	0	30	-	-	0	7	-	-	-	-
	Larve mégaloque brachyoure	LMeB	0	20	-	-	-	-	0	30	0	10	-	-	-	-	0	10	-	-	0	7	-	-	-	-
	Amphipodes	Amp	-	-	-	-	-	-	0	20	-	-	-	-	-	-	1	30	-	-	0	14	3	15	0	7
	Isopodes parasites	Iso	-	-	-	-	-	-	0	10	-	-	0	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Œufs crustacés	Œc	5	80	2	90	12	80	1	40	-	-	7	90	7	100	2	40	48	100	-	-	-	-	-	-
VERTEBRES	Œufs de poissons	Œp	-	-	5	90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	48	100	0	32	0	8	1	23

Variation saisonnière et géographique.

Pour la suite des analyses, les proies accidentelles ne seront pas prises en compte car elles n'apportent pas d'explication concrète sur la composition du régime alimentaire des sardines, de par leur très faible fréquence d'occurrence ($0\% \leq 10\%$). Une AFC a été réalisée avec toutes les stations. Les axes 1 et 2 expliquent respectivement 20.70% et 17.74% de la variance (Figure IV.8).

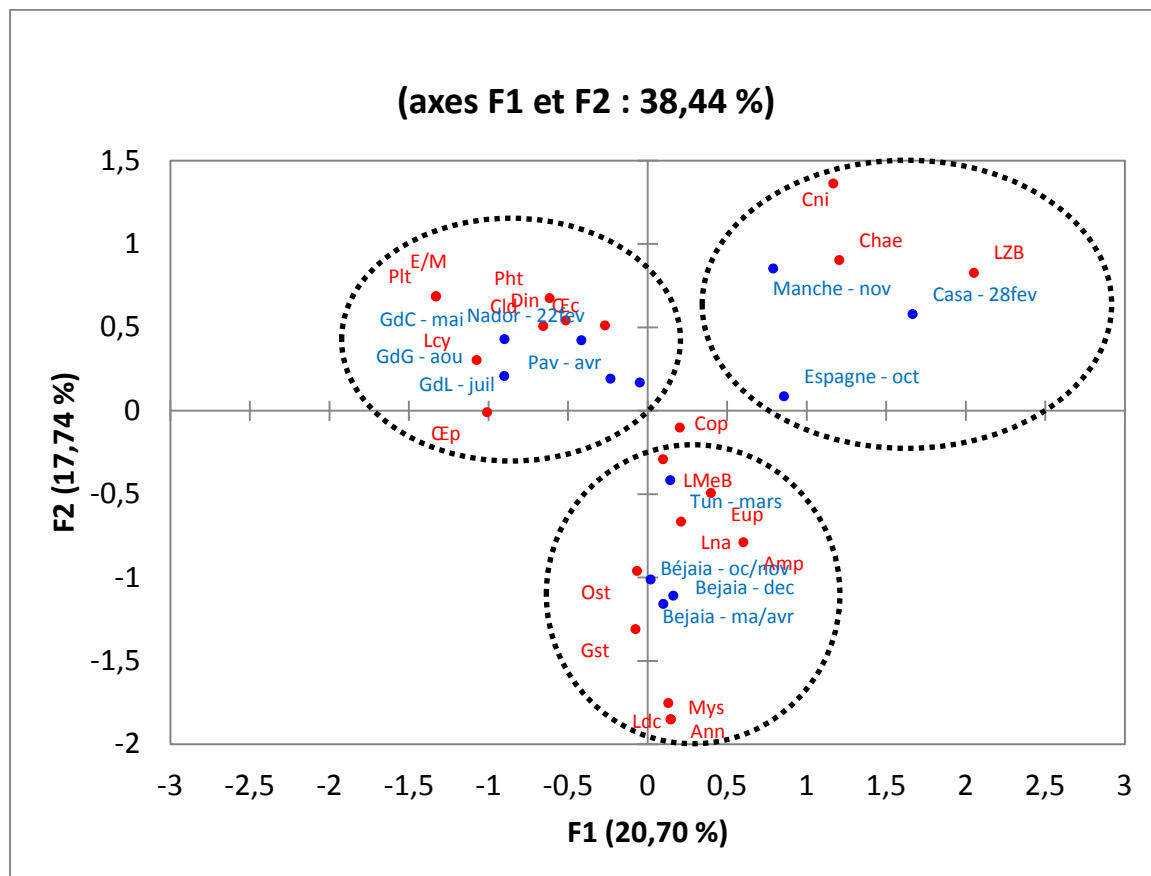


Figure IV.8 : AFC réalisée avec toutes les stations. En rouge sont représentés les différents groupes de proies, et en bleu, les stations.

Trois groupes distincts y sont visibles. Le premier groupe se situe dans la partie négative de l'axe 1 et la partie positive de l'axe 2. Il est caractérisé par la présence d'œufs de crustacés et de poisson, de phytoplancton et dinoflagellés, de cladocères et larves Cypris. Cette zone regroupe cinq sites : golfe de Gascogne, golfe de Cadiz, golfe du Lion, Portugal Aveiro ainsi que Nador. Trois de ces stations se trouvent sur la côte Ouest de l'Europe (P.Av, GdG, GdC). Ce groupe réunit des stations représentant globalement l'Atlantique. Le second groupe se situe dans la partie moyenne dans l'axe 1, et négative de l'axe 2. Un grand nombre

de proies s'y trouvent, par exemple les euphausiacés et mysidacés, amphipodes, ostracodes, annélides et larves mégaloopes et nauplius. Les stations qui y sont représentées sont celles de golfe de Gabés et de Béjaia (toutes saisons confondues). C'est un groupe caractéristique du sud de la Méditerranée. Enfin, le troisième groupe se situe en partie positive des deux axes, et regroupe les sites Casablanca, Manche et Espagne avec un régime alimentaire plus particulier à base de cnidaires, chætogonathes et larves zoé de brachyours. Il est important de noter que les copépodes se situent à l'intersection des axes 1 et 2; cela signifie qu'ils constituent un groupe de proies communes aux trois groupes. En examinant les contenus stomacaux de sardines, certains auteurs mettent en évidence une variabilité saisonnière (Garrido et al., 2008), d'autres pas (Costalago et Palomera, 2014).

Dans le cadre de notre étude, nous mettons en exergue la présence d'un gradient géographique plutôt que saisonnier, qui sépare deux grandes zones à caractéristiques Atlantiques et sud Méditerranéenne. Cela s'explique par les paramètres environnementaux différents selon les régions, comme la température ou la circulation des eaux ainsi que des paramètres biologiques (chlorophylle *a*).

Au niveau d'un site, Béjaia, la comparaison du régime alimentaire au cours de trois saisons montre des différences (Figure IV.9). Les euphausiacés, les larves de décapode et les annélides dominent le régime au printemps avec une faible représentation des ostracodes. Ces derniers sont très représentés en hiver et en automne. Un test du χ^2 réalisé sur les trois saisons aboutit au rejet de l'hypothèse d'indépendance entre les saisons et la composition du régime alimentaire (χ^2 calc.= 198.32, ddl=16, χ^2 théorique=26.29). La saison semblerait donc avoir un effet sur les occurrences des groupes de proies retrouvées à Béjaia.

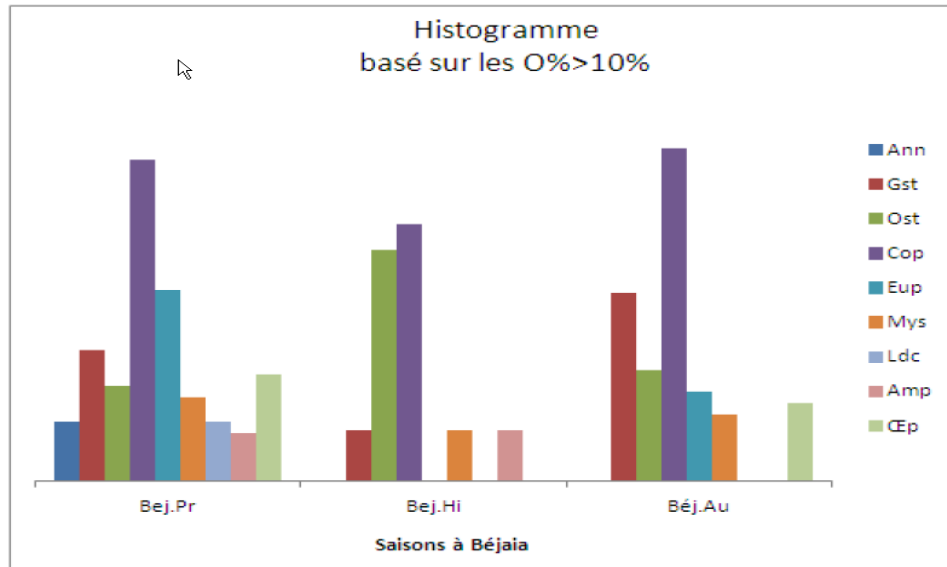


Figure IV.9 : Histogramme basé sur les fréquences d'occurrences (O% > 10%) au cours de trois saisons (printemps, hivers et automne) au niveau du site Béjaia.

Pour avoir une idée de la ressemblance entre tous les sites, nous avons réalisé une CAH. A un seuil de 55%, la CAH forme six groupes (Figure IV.10).

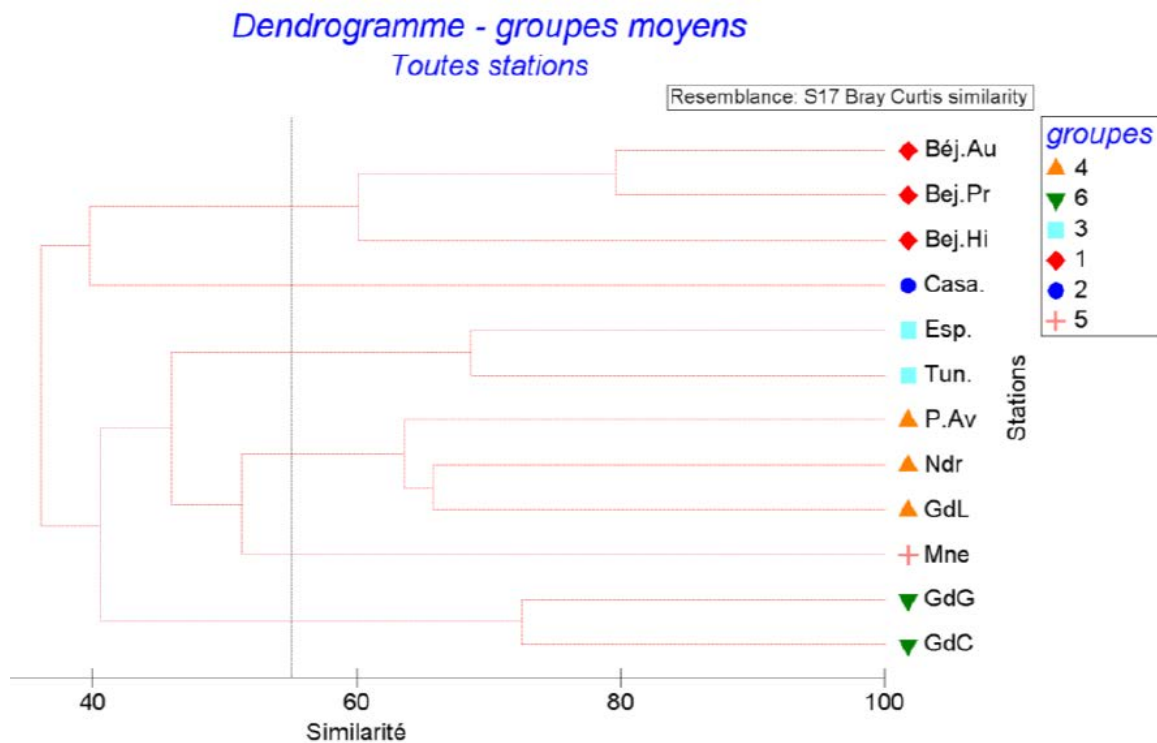


Figure IV.10 : Dendrogramme des similarités du régime alimentaire de *Sardina pilchardus* entre les dix régions, calculé sur la base des fréquences d'occurrences supérieures à 10%.

Il est indispensable, pour savoir si les groupes sont différents significativement ou non, de réaliser une ANOSIM. Les résultats de cette analyse révèlent des différences significatives entre les groupes ($R_{\text{global}} = 0.983$, $p = 0.001$), et nous assure qu'ils sont formés de façon adéquate. Cette différence significative entre les six groupes nous permet de réaliser un SIMPER. Il nous livre d'une part les pourcentages de similarités intragroupes (Tableau IV.6).

Tableau IV.6 : Résultats SIMPER, pourcentages de similarité intragroupe.

Groupe	Similarité (%)
1	66.59
3	68.57
4	64.29
6	72.5

Détritus plastiques

Les poissons peuvent ingérer les déchets, provoquant le blocage du tractus gastro-intestinal et la mort. Dans d'autres cas, l'ingestion peut diminuer la sécrétion d'hormones, affecter le succès reproducteur, et provoquer le déclin de la population. Parmi les détritrus trouvés dans les estomacs, les fils de pêche sont ingérés par les sardines à toutes les stations, en proportion cependant variable ; ils représentent 4.86% du contenu total des estomacs en Tunisie, 3.82 % au Portugal Aveiro et 2.47 % dans le golfe du Lion. Au contraire, les stations qui présentent le moins de détritrus sont celles de Casablanca et de la Manche. Le classement par couleur montre que les fils noirs et bleus sont les plus consommés, tandis que les fils rouges et blancs le sont beaucoup moins (Tableau IV.7 et Figure IV.11). Le nombre maximal de fils a été trouvé dans le golfe de Gabés (177 fils) puis dans le golfe de Cadiz (57 fils). Boerger et al. (2010) rapportent que le polystyrène et les particules blanches et bleues claires sont le plus ingérées par les poissons planctonivores. Ils suggèrent que cela est dû au fait que les particules sont de même couleur que certaines proies, mais cela n'a pas été vérifié. Au contraire, Lusher et al. (2012) montrent que dans leurs échantillons, la plupart des débris retrouvés sont des fibres de couleur noire. Une explication serait certainement visuelle ; les fibres noires et bleues peuvent passer inaperçues dans l'eau, contrairement aux fils blancs et

rouges. De plus, les sardines utilisant majoritairement le mode d'alimentation par filtration, cette ingestion de déchets est sans doute involontaire.



Figure IV.11 : Fils retrouvés dans un e stomac d'une sardine du s ite du golfe de Gabés (Tunisie).

Tableau IV.7 : Rapport du nombre de fils de couleurs sur le nombre total de fils, exprimé en pourcentage.

Station	Fils (total)	Fils (%)			
		Fil bleu	Fil noir	Fil blanc	Fil rouge
Tunisie	177	35.03	39.55	16.95	8.47
Manche	27	11.11	55.56	33.33	0.00
GdG	30	66.67	20.00	13.33	0.00
GdC	57	33.33	49.12	10.53	7.02
P.Av	31	9.68	90.32	0.00	0.00
Esp.	12	66.67	25.00	0.00	8.33
Ndr	14	50.00	42.86	0.00	7.14
Casa.	13	76.92	23.08	0.00	0.00
GdL	22	18.18	40.91	9.09	31.82
<i>Total</i>	383	35.51	43.86	13.32	7.31

IV.3. Comparaison du régime alimentaire de l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) et de la sardine (*Sardina pilchardus*) en Atlantique et en Méditerranée.

Sharif JEMAA^{1,2}, Mélanie DUSSENNE¹, Perrine CUVILIER¹, Mahmoud BACHA¹, Gaby KHALAF², Rachid AMARA¹.

¹Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, UMR 8187 CNRS, Université du Littoral Côte d'Opale, 32 Avenue Foch, 62930 Wimereux, France 2

²Conseil National des Recherches Scientifiques, Centre National des Sciences Marines, BP 534 Batroun, Liban

ARTICLE SOUMIS AU JOURNAL SCIENTIFIQUE LIBANAIS

Abstract

The European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and European sardine (*Sardina pilchardus*) are two pelagic species that share the same habitat and consume a wide range of planktonic prey. This study aims to investigate the composition and overlap in the diet of both species at seven sites in the Mediterranean and Atlantic. The results show that the diet is mainly zooplanktivorous for these two species. Copepods are dominant with 84.7% and 94.7% by frequency of occurrence and number respectively. The Amundsen diagram shows that the 2 species have a generalist feeding strategy with a wide ecological niche. Shoener indices (D) and Morisita-Horn (O) show an overlap in diet of anchovy and sardine mainly in the Mediterranean, in the Gulf of Cadiz, in Catalan Sea, in the Gulf of Lion and the Algero-provençal basin. However, low dietary overlap between the two species is observed particularly in areas of high biological productivity (English Channel, north-west coast of Africa and Alboran Sea).

Keywords: *Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardus*, diet feeding, Atlantic, Mediterranean sea.

Résumé

L'anchois européen (*Engraulis encrasicolus*) et la sardine commune (*Sardina pilchardus*) sont deux espèces pélagiques qui partagent le même habitat et consomment une large gamme de proies planctoniques. Cette étude a pour objectif d'étudier la composition et le chevauchement du régime alimentaire de ces deux espèces au niveau de 7 sites situés en Méditerranée et en Atlantique. Les résultats montrent que le régime alimentaire est essentiellement zooplanctonophage pour ces deux espèces. Les copépodes sont dominants avec respectivement 84.7% et 94.7% en fréquences d'occurrence et numérique. Le diagramme d'Amundsen indique que les 2 espèces ont une stratégie alimentaire généraliste avec une large niche écologique. Les indices de Shoener (D) et de Morisita-Horn (O) montrent un chevauchement du régime alimentaire de l'anchois et de la sardine principalement en Méditerranée, dans le Golfe du Cadiz, en mer Catalane, dans le Golfe du Lion et dans le bassin Algéro-provençale. Par contre, un faible chevauchement du régime alimentaire entre les deux espèces est observé particulièrement dans les zones de fortes productivités biologiques (Manche, côte nord-ouest Africaine et mer d'Alboran).

Mots-clés : *Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardus*, Régime alimentaire, Atlantique, Méditerranée.

Introduction

Les petits poissons pélagiques (SPF) jouent un rôle important dans les réseaux trophiques marins, car ils sont les principaux moyens de transfert d'énergie du plancton vers les grands prédateurs (poissons, oiseaux, mammifères marins (Cury et al., 2000). L'étude de l'écologie trophique de ces espèces est essentielle pour déterminer les facteurs qui contrôlent leurs distributions et abondances. Les petits pélagiques comme l'anchois européen *Engraulis encrasicolus* (L., 1758) et la sardine européenne *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) sont largement répartis de la mer du Nord à l'Afrique centrale, y compris dans l'ensemble de la mer Méditerranée (Pauly et Froese, 2012). Ces deux espèces présentent un intérêt commercial, à la fois en termes de débarquements et de valeur économique (Bellido et al., 2000; Dulčić, 1997; Stergiou et al., 1997; Tsikliras et al., 2005). Sardines et anchois ont été largement étudiés car leur abondance et leur position dans la chaîne alimentaire les rendent particulièrement importants pour l'écosystème (Coll et al., 2009; Palomera et al., 2007).

De nombreuses études se sont intéressées aux régimes alimentaires et au comportement des anchois et sardines. L'alimentation des adultes d'anchois a été décrite en mer Baltique (Raab et al., 2011; Schaber et al., 2010), en Atlantique (Plounevez et Champalbert, 1999), en Méditerranée occidentale (Bacha, 2009; Plounevez et Champalbert, 2000; Tudela et Palomera, 1997), en Méditerranée centrale (Borme et al., 2009), en Méditerranée orientale (Nikolioudakis et al., 2012) et en mer Noire (Budnichenko et al., 1999). Des informations sont également disponibles sur l'alimentation de la sardine en Atlantique (Varela et al., 1988) et en mer Cantabrique (Munuera Fernandez et Gonzalez-Quiros, 2006). Dans le nord-ouest de la méditerranée des études ont été faites sur la comparaison du régime alimentaire des larves (Morote et al., 2010) et des juvéniles (Costalago et al., 2014) d'anchois et de sardines.

Anchois et sardines sont connus pour coexister et partager le même habitat et, par conséquent, interagir entre eux d'un point de vue trophique (Alheit et al., 2009; Checkley et al., 2009). Ces deux espèces sont planctonophages et consomment une grande variété de proies planctoniques durant leurs stades de développement (Bacha, 2009; Borme et al., 2009; Costalago et al., 2012; Morote et al., 2010; Plounevez et Champalbert, 2000; Tudela et Palomera, 1997) et leurs niches écologiques sont susceptibles de se chevaucher. Les recouvrements trophiques entre les anchois et les sardines ont été peu étudiés à ce jour alors

que les abondances de ces deux espèces fluctuent généralement de façon asynchrone (Checkley et al., 2009). Il a été suggéré que ces fluctuations sont en partie liées à des problèmes trophiques (Nikolioudakis et al., 2014). van der Lingen et al. (2006) ont émis l'hypothèse que la structure détaillée du zooplancton, tel que déterminé par les conditions hydrologiques, et les différences d'écologie trophique entre les anchois et la sardine pourrait réguler les alternances de la biomasse de ces 2 espèces dans le courant du Benguela. Dans le golfe du Lion, Costalago et al. (2014) ont montré que les juvéniles de sardines et d'anchois n'entrent pas en compétition pour la nourriture. Dans le golfe de Gascogne, le régime alimentaire des adultes des deux espèces a été comparé à partir de l'analyse des isotopes stables (Chouvelon et al., 2014). Cette étude a montré que l'anchois a une plus grande plasticité trophique en se nourrissant plus au large et sur une plus grande variété de tailles de proies, alors que la sardine semble plus limiter aux zones côtières et aux espèces méso-zooplanktonique de ces eaux pour l'alimentation. Les habitudes alimentaires de ces deux espèces n'ont jamais été examinées de manière comparative dans différentes régions.

Les objectifs de cette étude sont d'étudier et de comparer le régime alimentaire de l'anchois et de la sardine à partir de l'examen des contenus stomacaux et d'en apprécier le chevauchement dans différents sites en Atlantique et en Méditerranée. L'analyse des contenus stomacaux est considérée comme une méthode standardisée dans l'étude de l'écologie des poissons et des vertébrés marins (Hyslop, 1980). Elle consiste en l'observation directe des contenus stomacaux fournissant des informations qualitatives et quantitatives sur ce qu'un poisson a récemment mangé (Elliott et Hemingway, 2002; Marshall et Elliott, 1996).

Matériel et méthodes

Échantillonnage

Dans le cadre de cette étude, l'échantillonnage des sardines et anchois a été effectué pour chaque site au même moment (même date). Sept sites ont été échantillonnés entre 2007 et 2014 (Figure IV.12) : quatre sites en mer Méditerranée (mer catalane, golfe du Lion, bassin Algéro-provençale et sud mer d'Alboran) et trois sites en Atlantique (Manche, golfe de Cadix et côte nord-ouest Africaine). Les individus récoltés proviennent soit de pêcheries commerciales locales, soit de captures réalisées dans le cadre de campagnes scientifiques comme pour le site de la Manche (campagnes Ifremer du programme IBTS (International

BottomTrawl Survey)), et le site du golfe du Lion (campagne Ifremer du programme PELMED (Pélagiques Méditerranée)).

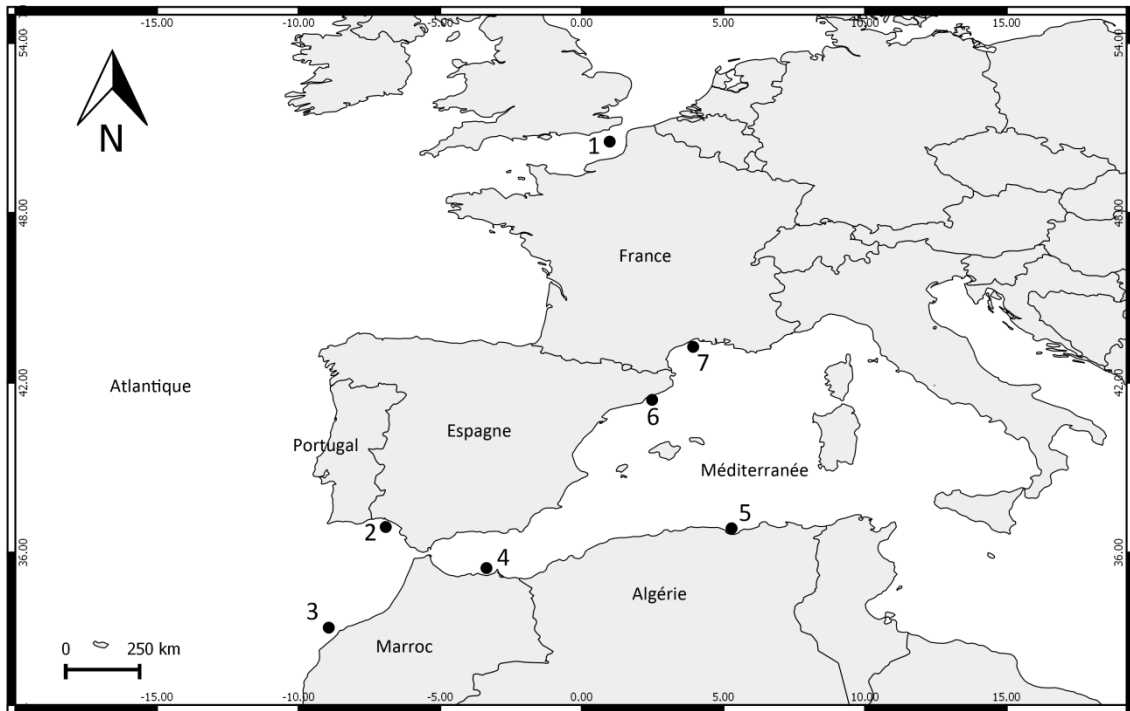


Figure IV.12 : Localisation des sites d'échantillonnages de l'anchois (*E. encrasicolus*) et de la sardine (*S. pilchardus*). Les codes sont présentés dans le tableau IV.8.

Les poissons récoltés ont été rapidement congelés, puis transportés au laboratoire où les estomacs sont prélevés et conservés dans l'éthanol à 95°. L'étude du régime alimentaire porte sur les adultes uniquement (taille supérieure à 9 cm), le nombre d'estomacs traités et la longueur des poissons sont présentés dans le tableau IV.8.

Tableau IV.8 : Récapitulatif des sites et des échantillons analysés : E (*E. encrasicolus*), S (*S. pilchardus*), LT : longueur totale.

Zone	Région	Code		Espèce	nb d'Estomac	Moy. LT cm ± SD
Manche	Manche	Man	1	E	30	9.79 ± 0.71
				S	10	14.46 ± 0.55
Atlantique	Golfe de Cadiz	GdC	2	E	30	12.06 ± 0.54
				S	10	17.37 ± 0.81
	Casablanca	Cas	3	E	30	12.67 ± 0.98
				S	10	15.57 ± 0.75
Mer Alboran	Nador	Nad	4	E	30	13.55 ± 0.76
				S	10	14.15 ± 0.71
Bassin Algero-Provençal	Béjaia	Béj	5	E	30	12.96 ± 1.68
				S	20	12.3 ± 1.44
Mer Catalane	Espagne	Esp	6	E	30	12.96 ± 0.58
				S	10	14.62 ± 0.70
Nord-Ouest Méditerranée	Golfe du Lion	GdL	7	E	30	9.96 ± 0.28
				S	10	11.35 ± 0.43

Composition du régime alimentaire

Une estimation de l'intensité de l'alimentation est calculée par le biais du coefficient de vacuité (CV) de l'estomac. Ce coefficient permet d'analyser l'intensité de l'activité alimentaire et correspond au pourcentage d'estomacs vides (EV) par rapport au nombre total (NT) d'estomacs analysés :

$$CV = EV/NT \times 100$$

Après ouverture de l'estomac, les proies sont soigneusement séparées les unes des autres, puis identifiées et comptées. Selon l'état de digestion et de conservation, les proies sont en général déterminées en utilisant les clés de détermination et peuvent être séparées suivant la classe, la sous-classe ou l'ordre (Larink et Westheide, 2011; Rose, 1933; Trégoubouff et Rose, 1957).

Pour chaque catégorie de proie, des indices alimentaires sont calculés selon (Hyslop, 1980) : la fréquence d'occurrence ($O\% = n/N \times 100$), fournit une image qualitative du spectre alimentaire d'une population ou d'une sous-population, c'est le rapport entre le nombre d'estomacs contenant une proie donnée (n), et le nombre total d'estomacs examinés (N), exprimé en pourcentage. La fréquence numérique ($N\% = n_i/N_t \times 100$), renseigne sur le

comportement alimentaire du prédateur, c'est le rapport entre le nombre d'individus d'une proie donnée (n_i), et le nombre total de diverses proies (N_t), exprimé en pourcentage. L'importance de chaque proie dans la composition du régime alimentaire, est exprimée par l'indice d'importance relative (**IRI**) :

$$\text{IRI} = N\% \times F\% \text{ et } \text{IRI}\% = (\text{IRI} / \sum \text{IRI}) \times 100.$$

L'IRI permet de classer les proies par ordre de leur contribution au régime alimentaire. Dans cet article l'indice IRI sera utilisé sans prendre en compte la masse des proies (Morote et al., 2010).

Stratégie alimentaire et chevauchement du régime alimentaire

On a utilisé le diagramme d'Amundsen (Amundsen et al., 1996) pour représenter l'abondance spécifique de chaque proie en fonction de la fréquence d'occurrence. Il permet de mettre en évidence l'importance des proies et la stratégie alimentaire du poisson selon la position des proies dans la zone graphique : La diagonale partant du haut à gauche jusqu'à droite en bas indique la stratégie du prédateur qui peut être spécialiste (se nourrissant d'un type/d'une gamme de proies) ou généraliste (pouvant se nourrir d'une grande variété de ressources). La diagonale partant du bas gauche vers le haut à droite caractérise l'importance de la proie qui peut être rare (pas particulièrement sélectionnée) ou dominante (importante dans l'alimentation).

Dans ce travail l'indice (D) de Schoener's (Costalago et al., 2014) et l'indice (O) de Morisita-Horn (Horn, 1966) sont utilisés pour analyser s'il y a un chevauchement du régime alimentaire entre la sardine et l'anchois.

$$D = 1 - 0.5 [\sum |T_i - V_i|]$$

$i = 1, \dots, n$; T_i : proportion de proie i dans les estomacs de l'espèce T ; V_i : proportion de proie i dans les estomacs de l'espèce V

$$O = \frac{2 \sum_i^n P_{ij} P_{ik}}{\sum_i^n P_{ij}^2 + \sum_i^n P_{ik}^2}$$

P_{ij} : proportion de proie mangée par la sardine

P_{ik} : proportion de proie mangée par l'anchois

Si la valeur de D et O est comprise entre 0 et 0.6 cela signifie que les deux espèces n'ont pas un même régime alimentaire. Par contre si la valeur est supérieure à 0.6 cela signifie qu'il y a un chevauchement du régime alimentaire.

Comme estimation de la productivité biologique planctonique dans la zone d'étude, nous avons utilisé la concentration en chlorophylle *a* de surface obtenue à partir des données satellitaires (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/>). Des moyennes saisonnières (printemps-été : du 15 mars au 15 septembre, automne-hiver : du 15 septembre au 15 mars) sur trois ans (2010-2013) ont été calculées pour mettre en relation le régime alimentaire et la productivité biologique.

Résultats et discussion

Composition du régime alimentaire de l'anchois et de la sardine

Les analyses ont été effectuées sur 210 estomacs d'anchois et 80 estomacs de sardines. La totalité des estomacs de sardines était plein, tandis que pour l'anchois le coefficient de vacuité varié selon les sites avec un maximum de 56.67 % en mer Catalane (Figure IV.13). Le nombre de proies ou groupe de proies consommées par la sardine et l'anchois, tous sites confondus est similaire: respectivement 22 et 21 proies (tableau IV.9). Anchois et sardines sont essentiellement zooplanctonophages. Ils consomment majoritairement des copépodes (85 % et 97.1% respectivement pour la sardine et l'anchois), comme cela a déjà été démontré en mer du Nord et en mer Baltique (Raab et al., 2011), en mer Catalane (Palomera et al., 2007), dans le golfe du Lion (Costalago et al., 2014; Morote et al., 2010; Plounevez et Champalbert, 2000), en mer Égée (Catalán et al., 2010) et dans la partie sud de Méditerranée (Bacha, 2009; Bacha et Amara, 2012). Cela n'est pas étonnant puisque les copépodes représentent le groupe zooplanctonique majeur en matière de biomasse et d'abondance en Méditerranée (Champalbert, 1996) Siokou-Frangou et al., 2010), en manche-mer du Nord (Hecq, 1976) et en Atlantique (Beauchard et al., 2014). Les œufs des crustacés sont aussi des proies préférentielles pour la sardine (%O = 50%) et secondaire pour l'anchois (%O = 24%) comme cela a été montré au sud du Portugal pour la sardine (Garrido et al., 2008).

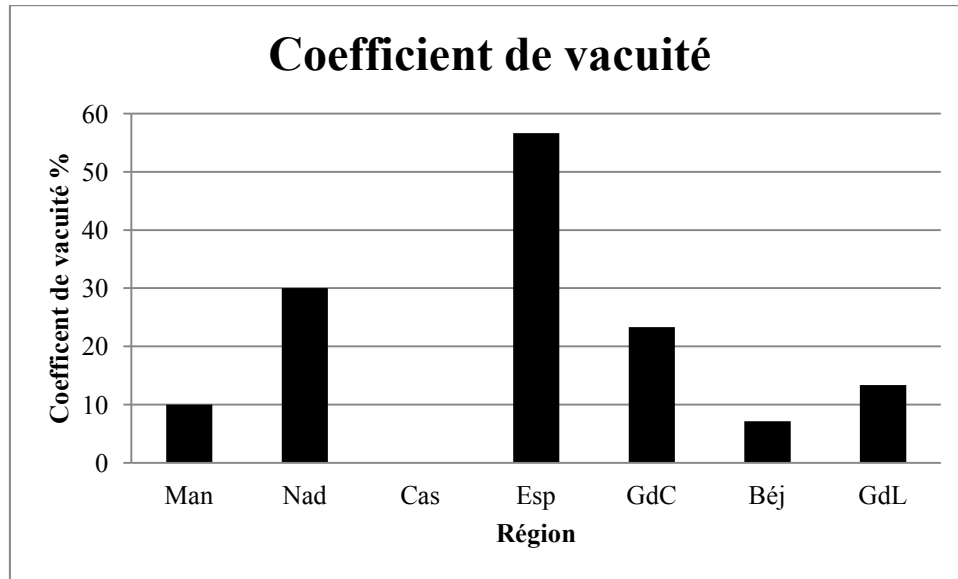


Figure IV.13 : Coefficient de vacuité pour l'anchois *E. encrasicolus* dans les sites étudiés.

Contrairement à l'anchois, du phytoplancton est retrouvé en faible quantité (%O = 15%) dans les estomacs de sardines. Les études sur l'écologie alimentaire des sardines adultes à partir de l'analyse des contenus stomacaux suggèrent que son régime alimentaire se compose de phyto et zooplancton dans des proportions différentes selon la région (Bode et al., 2004). Dans une étude récente, (Garrido et al., 2008) ont trouvé une corrélation entre la concentration en chlorophylle a dans le milieu et l'intensité de la prise alimentaire de la sardine. Dans le régime alimentaire de l'anchois, les bivalves (%O = 10.7%) et les larves zoé de décapodes (%O = 19.9%) sont des proies secondaires (Bacha et al., 2010) et sont absentes chez la sardine. Les euphausiacés et les mysidacés sont présents respectivement %O = 26.2% et %O = 3.8% dans les régimes de l'anchois et de la sardine. Le régime alimentaire d'un poisson reflète la disponibilité des proies dans l'environnement, mais il dépend également des appendices de capture et de sélection des proies que le poisson possède. La morphologie de l'appareil d'alimentation détermine la taille minimale des proies que le poisson est capable de retenir, alors que l'aspect de la proie (qui est fonction de sa taille, de sa forme, sa pigmentation et son comportement) déterminera sa sélection par les poissons. Par exemple, l'anchois ne peut pas cibler les organismes <200 μm (c'est à dire le phytoplancton et le microzooplancton), alors que les proies dans les estomacs de la sardine n'excèdent jamais 1600 μm (Nikolioudakis et al., 2014).

Tableau IV.9 : La fréquence d'occurrence (%O), la fréquence numérique (%N) et l'indice d'importance relative (%IRI) de différentes proies trouvées dans les estomacs de l'anchois et de la sardine.

Groupes	Code	Sardine			Anchois		
		%O	%N	%IRI	%O	%N	%IRI
PHYTOPLANKTON	Diatomés	Dia	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Phytoplancton (NI)	Pht	12.5	1.6	0.3	0.0	0.0
	Dinoflagellé	Din	15.0	0.7	0.1	0.0	0.0
FORAMINIFERES	For	1.3	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0
CNIDAIRES	Polypes cnidaires	Cni	2.5	0.0	0.0	0.0	0.0
CHAETOGNATHES	Chae	20.0	8.9	2.4	0.0	0.0	0.0
PLATHELMINTES	Pla	3.8	0.0	0.0	5.3	0.3	0.0
ANNELIDES	Polychètes indéterminés	Ann	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0
MOLLUSQUES	Gastéropodes	Gas	3.8	0.0	0.0	5.3	0.2
	Bivalves	Biv	0.0	0.0	0.0	10.7	0.5
CRUSTACES	Larves nauplius crustacés	LNC	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0
	Ostracodes	Ost	20.0	0.1	0.0	2.4	0.1
	Copépodes	Cop	85.0	84.7	95.9	97.1	94.7
	Larves cypris cirripèdes	LCC	11.3	0.8	0.1	16.5	0.6
	Cladocères	Cla	16.3	0.2	0.0	1.9	0.0
	Euphausiacés	Eup	16.3	0.5	0.1	0.0	0.0
	Mysidacé	Mys	2.5	0.0	0.0	0.0	0.0
	Euphausiacé/mysidacé (NI)	E/M	3.8	0.1	0.0	26.2	0.7
	Larve Zoé Mysidacé	LZM	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0
	Décapodes Larves mégaloïde crustacés	LMC	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0
	Larves zoé décapodes	LZD	0.0	0.0	0.0	19.9	1.2
	Larves zoé brachyours	LZB	20.0	0.6	0.2	1.0	0.0
	Larves protozoé brachyours	LPB	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Larves mégaloïde brachyours	LMB	2.5	0.0	0.0	1.0	0.1
	Larve métazoé Brachyours	LMzB	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Amphipodes	Amp	7.5	0.0	0.0	1.9	0.2
	Isopodes parasites	Iso	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0
	Œufs crustacés	Ocr	50.0	1.2	0.8	0.0	0.0
	Œufs non identifiés	ONI	0.0	0.0	0.0	24.3	1.1
	Fragments crustacés	FCr	0.0	0.0	0.0	1.5	0.1
APPENDICULAIRES	App	0.0	0.0	0.0	1.5	0.0	0.0
VERTEBRES	Œufs de poissons	Opo	12.5	0.6	0.1	0.0	0.0
	Larves de poissons	LPo	0.0	0.0	0.0	2.4	0.1

Les différences de prise alimentaire observées pourraient s'expliquer par des différences morphologiques et du comportement alimentaire des deux espèces. Une répartition des proies zooplanctoniques basée sur la taille des proies est généralement observée entre les anchois et les sardines d'une même zone (Ganias, 2014). Les sardines se nourrissent de zooplancton de plus petite taille que ne le font les anchois. Les sardines consomment également plus de phytoplancton que les anchois et donc se nourrissent à un niveau trophique inférieur (Chouvelon et al., 2014). Ces différences de régime alimentaire sont en partie dues à des appendices morphologiques différents, les sardines ayant des branchio-spines plus fines et plus resserrées que l'anchois, leur permettant ainsi de retenir des proies plus petites. Cela est également dû à des comportements trophiques différents. Sardines et anchois utilisent deux comportements alimentaires : ils peuvent se nourrir par

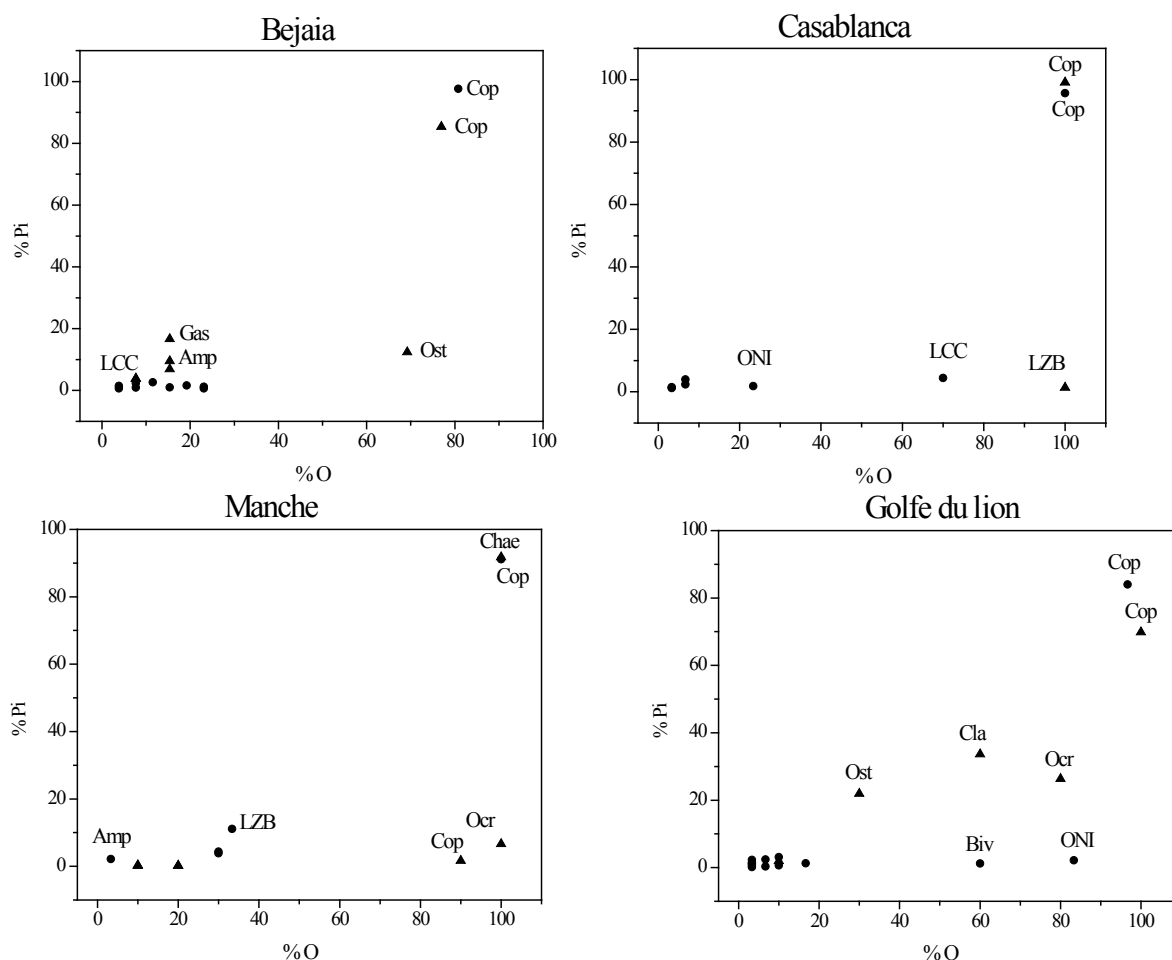
filtration en absorbant toute la matière en suspension dans la colonne d'eau, principalement en journée ou par prédation lorsqu'ils repèrent visuellement une proie de taille importante (Ganias, 2014; Palomera et al., 2007; Plounevez et Champalbert, 2000). Toutefois, les anchois ont un comportement alimentaire principal de type «particulate-feeding» qui est une prise de nourriture volontaire par la bouche avec une périodicité d'alimentation majoritairement durant le jour alors que la sardine a un type d'alimentation dominant de type «filter-feeding» et se nourrit tout au long de la journée. Plusieurs études soulignent la possibilité pour la sardine de changer de mode d'alimentation lui permettant d'être opportuniste et capable de maximiser sa prise alimentaire en utilisant l'un des deux modes de nutrition selon les conditions environnementales rencontrées comme la concentration ou le type de proies (Garrido et al., 2008; Van der Lingen et al., 2009). Garrido et al. (2008) ont montré que l'intensité alimentaire (saisonnière et spatiale) de la sardine est corrélée à la concentration en chlorophylle à de surface obtenue à partir des données satellitaires. Les anchois ont une adaptation anatomique moins efficace pour filtrer l'alimentation que la sardine (Costalago et Palomera, 2014). Ces différents éléments pourraient expliquer le meilleur succès de l'alimentation de la sardine tel qu'il ressort de l'examen des estomacs.

Dans cette étude, nous n'avons pas pris en compte l'heure de prélèvement et donc le biais possible associé à ce paramètre. Les informations sur la variation circadienne et l'intensité de l'alimentation de l'anchois et de la sardine sont rares et contradictoires. Andreu (1969) suggère que les sardines se nourrissent pendant la journée, mais Gómez-Larrañeta (1960) affirme que l'alimentation est continue tout au long de la nuit. Dans les régions d'upwelling, ils ont une alimentation continue (van der Lingen et al., 2006), mais une étude récente montre qu'ils se nourrissent principalement autour du coucher de soleil (Nikolioudakis et al., 2011). L'anchois se nourrit essentiellement durant la journée surtout le matin (Tudela et Palomera, 1997) et il ne se nourrit pas durant la nuit (Mikhman et Tomanovich, 1977).

Stratégie alimentaire

L'interprétation du diagramme d'Amundsen et al. (1996) montre la stratégie alimentaire et l'importance des proies pour l'anchois et la sardine (Figure IV.14). Dans les trois sites Casablanca, Bejaia et golfe du Lion, les copépodes sont dominants dans l'alimentation de l'anchois et de la sardine. À Casablanca, les larves zoé brachyures (LZB) et

les larves cypris cirripède (LCC) sont des proies communes pour les deux espèces, tandis qu'à Bejaïa ce sont les ostracodes. En mer Catalane, les copépodes sont dominants dans le régime alimentaire de l'anchois, alors que les euphausiacés sont dominants dans le régime de la sardine; d'autres proies comme les copépodes et les chaetognathes tendent à être communs. En Manche, les chaetognathes et les copépodes sont dominants pour les deux espèces, alors que les œufs des crustacés et les copépodes sont communs pour la sardine. À Nador les copépodes et les phytoplanctons sont dominants et dans le golfe de Cadiz ces proies sont communes aux deux espèces.



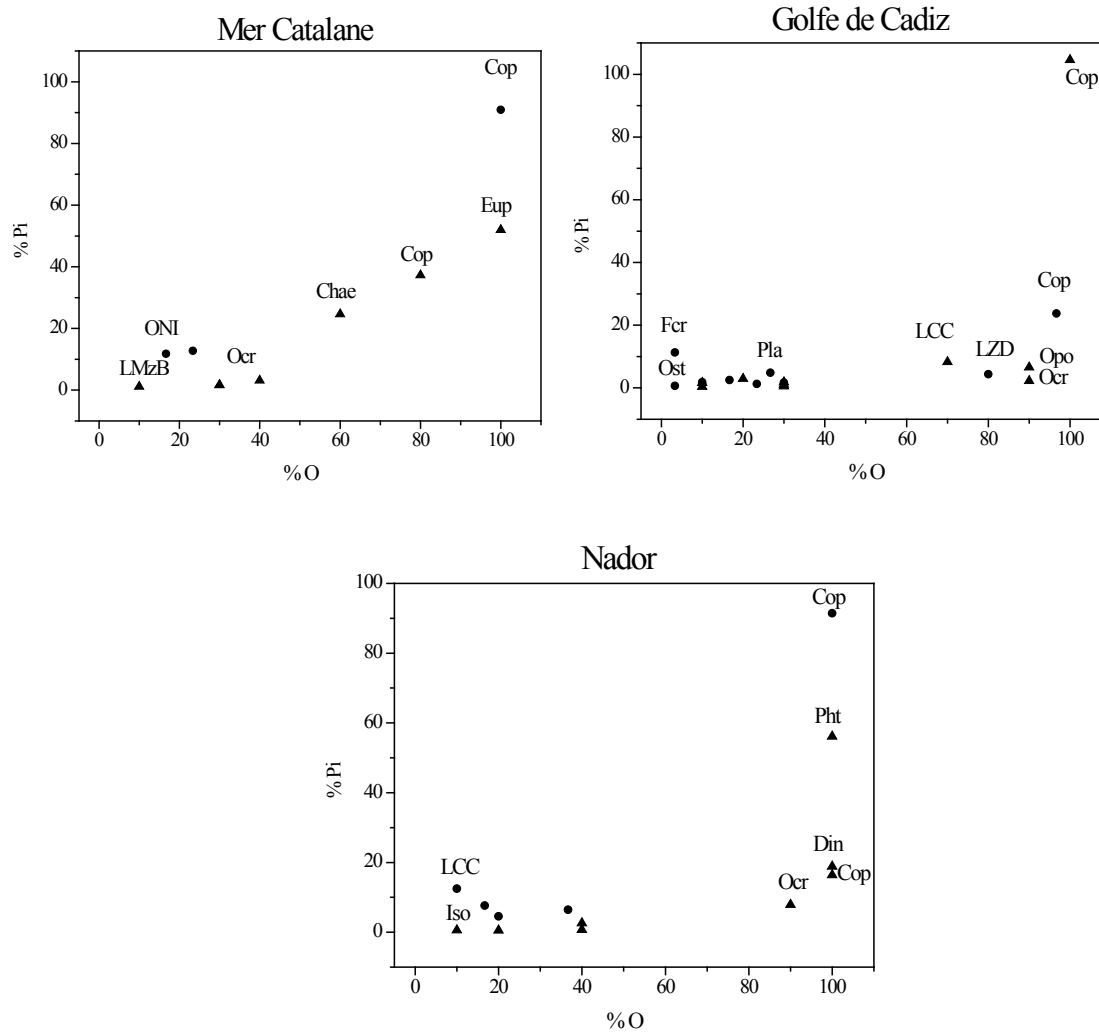


Figure IV.14 : Diagramme de Costello modifié par Amundsen (1996) pour les 7 sites. Proies mangées par la sardine (▲) et par l'anchois (●).

Pour résumé, selon les diagrammes d'Amundsen (1996) il ressort que sardines et anchois ont une stratégie alimentaire généraliste et une large niche écologique. Sur ces graphiques, la plupart des proies sont situées dans le coin inférieur gauche correspondant à un nombre important de proies rares, tandis que les copépodes sont la proie dominante.

Indice de chevauchement du régime alimentaire

Peu d'études dans le monde se sont intéressées au recouvrement trophique de l'anchois et de la sardine. En Méditerranée et le long des côtes atlantiques européennes, l'étude du régime alimentaire concerne généralement l'étude de chaque espèce isolément. Pour les deux indices de Schoener et de Morisita-Horn, les résultats montrent à peu près les mêmes valeurs (Tableau IV.10).

Tableau IV.10 : Indice (D) de Schoener et indice (O) de Morista-Horn calculés pour les sites étudiés.

Indice	Manche	Golfé du cadiz	Casablanca	Nador	Esp : Mer Catalan	Golfé du lion	Béjaia
Schoener (D)	0.0150	0.8114	0.3431	0.1641	0.9566	0.7163	0.8344
Morisita-Horn (O)	0.0163	0.9821	0.5064	0.2459	0.9987	0.9369	0.9797

Dans les sites situés en Manche, à Casablanca et à Nador les valeurs de ces deux indices sont inférieures à 0.6, ce qui montre qu'il n'y a pas de chevauchement du régime alimentaire entre l'anchois et la sardine, et que ces deux espèces se nourrissent de proies différentes. Cette différence du régime alimentaire peut être expliquée par la sélection des grosses proies par l'anchois dans ces zones (Bacha et al., 2010; Karachle et Stergiou, 2013). Tandis que pour les autres sites situés au niveau du golfe de Cadiz, en mer Catalane, dans le golfe du Lion et à Bejaia, les résultats de ces deux indices sont compris entre 0.6 et 1, ce qui montre qu'il y a un chevauchement important entre le régime alimentaire de l'anchois et de la sardine.

La présence ou l'absence de chevauchement du régime alimentaire entre l'anchois et la sardine au niveau d'une même région dépend de la disponibilité des proies et, d'autre part, des différences de morphologie de l'appareil d'alimentation et du comportement alimentaire de chaque espèce. Cette répartition des ressources entre sardines et anchois a été démontrée dans la zone d'étude (Chouvelon et al., 2014) et dans d'autres régions, où les sardines sont plus spécialisées que les anchois pour s'alimenter sur les petites proies zooplanctoniques (Espinoza, 2008; van der Lingen et al., 2006). En Méditerranée, où les eaux sont connues pour être oligotrophiques (Siokou-Frangou et al., 2002) et donc peu productives (Figure IV.15), il y a chevauchement des niches trophiques des 2 espèces du fait de la probable compétition alimentaire entre les 2 espèces. Par contre, nos résultats suggèrent un faible chevauchement du régime alimentaire entre les deux espèces dans les zones de fortes productivités biologiques.

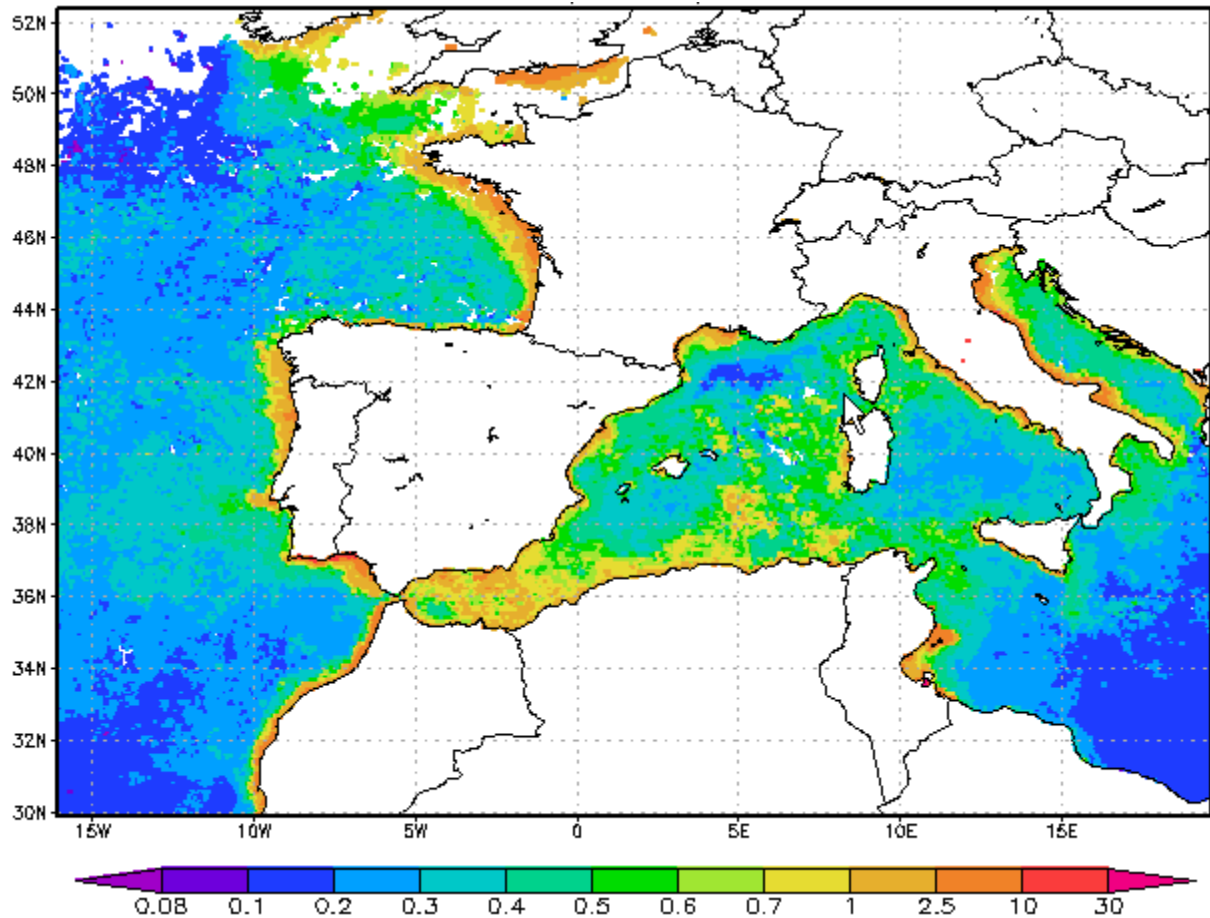


Figure IV.15 : Moyenne annuelle de la concentration en chlorophylle a (mg/m³) entre janvier 2010 et janvier 2014 dans la zone d'étude. Source (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/>).

Conclusion

Cette étude a permis d'étudier et de comparer les régimes alimentaires de deux espèces de petits pélagiques, la sardine et l'anchois, dans différentes régions en Méditerranée et en Atlantique. Cette approche du régime alimentaire qui consiste en l'observation directe des contenus stomacaux fournit des informations qualitatives et quantitatives sur ce qu'un poisson a récemment mangé (Elliott et Hemingway, 2002; Marshall et Elliott, 1996). Toutefois cette approche présente certaines limites comme les problèmes de régurgitations (qui semblent peu importants dans notre cas notamment pour la sardine qui présentait un coefficient de vacuité nul) mais aussi des problèmes liés à la digestion des proies. En effet, la digestion peut être variable selon la constitution des proies et, par conséquent, entraîner une sous-estimation de la contribution des proies les plus rapidement digérées. D'autres approches

se développent comme l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote. Cette méthode reflète les nutriments biologiquement intégrés dans le régime alimentaire sur une longue période de temps, jusqu'à plusieurs mois pour le tissu musculaire. Par cette approche, il a été montré que l'anchois a un $\delta^{15}\text{N}$ supérieur à celui de la sardine et, par conséquent, se nourrit à un niveau trophique supérieur (Ganias, 2014). Dans le golfe de Gascogne, le régime alimentaire des adultes des anchois et sardines a été comparé à partir de l'analyse des isotopes stables (Chouvelon et al., 2014). Leur étude a montré que l'anchois a une plus grande plasticité trophique en se nourrissant plus au large et sur une plus grande variété de tailles de proies, alors que la sardine semble plus limitée aux zones côtières et aux espèces méso-zooplanctoniques de ces eaux pour l'alimentation. leurs résultats et ceux de la présente étude suggèrent un faible chevauchement du régime alimentaire entre les deux espèces particulièrement dans les zones de fortes productivités biologiques.

Remerciements

Nous tenons à remercier toutes les personnes qui ont contribué à l'échantillonnage de poissons et en particulier Y. Verin de l'Ifremer Boulogne (Manche); J. Lloret de l'Université de Girona (mer Catalane, Espagne); A. Yahyaoui de l'Université de Rabat (Casablanca et Nador, Maroc); C. Saraux et A. Jadaud d'Ifremer Sète (Golfe du Lion, France). Ce travail a été financé par une bourse doctorale pour S. JEMAA par l'ULCO et le CNRS Libanais.

Chapitre V

Discussion générale

Discussion générale

Le présent travail s'est intéressé à deux espèces de petits poissons pélagiques présentant un grand intérêt écologique et économique le long de leur aire de répartition : l'anchois européen et la sardine européenne. Ces deux espèces sont sujettes à de fortes pressions de pêche et les stocks sont soit pleinement exploités soit surexploités (CGPM, 2012a). Cette situation tient en partie au fait qu'un grand nombre de pêcheries d'anchois et de sardines sont gérées sur la base de zones géographiques délimitées par le CIEM, le CGPM ou d'autres organisations régionales sans qu'il y ait nécessairement de véritable cohérence entre ces limites administratives et les processus biologiques ou les déplacements des poissons. Cela conduit alors à une mauvaise évaluation et gestion des stocks. En effet, une gestion rationnelle des ressources halieutiques exige la circonscription d'unité d'aménagements correspondant à une réalité biologique ainsi qu'à la bonne connaissance de la dynamique des espèces afin de déterminer les niveaux de prélèvement durables. C'est dans ce contexte que se positionne ce travail sur la sardine et l'anchois en apportant des éclaircissements sur :

- 1) La structure des populations et l'identification biogéographique des stocks des deux espèces.
- 2) L'écologie alimentaire à grande échelle spatiale et les relations trophiques entre ces deux espèces qui fréquentent souvent les mêmes habitats.

I. Apport de l'analyse de la forme de l'otolithe dans la connaissance de la structuration des populations d'anchois et de sardines

Différentes études génétiques ont été réalisées pour étudier la structuration des populations ou l'identification des stocks de sardines et d'anchois. Les résultats de ces études sont parfois contradictoires et ne correspondent pas nécessairement avec les résultats obtenus par les méthodes méristiques et morphologiques (cf. chapitre I). Les migrations de l'anchois et de la sardine sont très peu connues. La fragilité des espèces ne permet pas les opérations de marquage. Cette étude est la première à explorer le potentiel de l'analyse de la forme des otolithes pour l'étude de la structuration spatiale à grande échelle de l'anchois et de la sardine.

En raison des effets combinés de la génétique et de l'environnement, les poissons d'une même espèce avec des histoires de vie différente montrent souvent des variations dans la morphologie des otolithes (Vignon et Morat, 2010). Cela a conduit à l'élaboration de l'analyse de la forme des otolithes comme un outil pour l'identification des stocks (Campana et Neilson, 1985; Cardinale et al., 2004). L'analyse de la forme des otolithes est aujourd'hui largement utilisée pour l'identification des stocks de poisson (Cañas et al., 2012; Keating et al., 2014; Sadighzadeh et al., 2014; Vieira et al., 2014; Watkinson et Gillis, 2005). Cette méthode a été utilisée avec succès pour étudier la structure des populations de poissons pélagiques (Burke et al., 2008; Gonzalez et Zardoya, 2007; Stransky et al., 2008b)

Différentes techniques ont été appliquées pour l'analyse de la forme des otolithes. La variabilité de la taille et de la forme du nucleus (Postuma, 1974), la mesure des accroissements des otolithes (Torres et al., 1996), les dimensions des otolithes (Bolles et Begg, 2000), les indices de forme de l'otolithe (Bolles et Begg, 2000; Tuset et al., 2003), où les relations taille du poisson-radius de l'otolithe (Zabel et al., 2010) sont quelques exemples de descripteurs de forme univariée utilisée dans les études d'identification des stocks. La technique la plus utilisée dans les études d'identification des stocks est l'analyse elliptique de Fourier (AEF) (Castonguay et al., 1991; Faria et al., 2009; Stransky et al., 2008b). Développée par (Kuhl et Giardina, 1982), cette méthode consiste à décrire le contour de l'otolithe sous la forme d'une fonction périodique qui s'exprime en une somme de termes d'une série trigonométrique de sinus et de cosinus. De nombreuses études ont utilisé une combinaison de ces deux techniques (descripteurs unidimensionnels et AEF) afin d'obtenir des résultats plus précis et plus complets (Burke et al., 2008; Campana et Casselman, 1993; Merigot et al., 2007; Stransky et al., 2008a). D'autres études ont couplé AEF et analyse de la composition élémentaire des otolithes (Ferguson et al., 2011a)

Dans le cadre de cette thèse, nous avons combiné l'analyse elliptique de Fourier et les descripteurs unidimensionnels (circularité, rectangularité, ellipticité,...) des otolithes d'anchois et de sardines pour analyser la structure des populations de ces deux espèces le long de leurs aires de répartition en Méditerranée et en Atlantique (chapitre 2). Au total, 1079 otolithes de sardines et 1516 otolithes d'anchois ont été analysés lors de cette thèse pour l'étude de la forme de l'otolithe.

I.1. Structuration des populations d'anchois

Dans un premier temps, nous avons analysé à une échelle régionale la structuration des populations d'anchois sur la rive sud de la Méditerranée occidentale (mer d'Alboran et bassin Algéro-provençal) et de deux régions voisines le long la côte atlantique (golfe de Cadix et côte marocaine). Il faut souligner que dans cette région très peu d'études sur l'anchois ont été réalisées. Cette région, caractérisée par la présence d'un front hydrologique quasi permanent (le front Almería-Oran), une circulation cyclonique complexe et la présence du détroit de Gibraltar, est particulièrement intéressante pour étudier l'influence des structures océanographiques sur la structuration de l'anchois. À petite échelle spatiale, nous avons essayé d'analyser comment les structures océanographiques et géographiques de cette région comme les fronts hydrologiques et les détroits peuvent affecter l'organisation des populations d'anchois. Notre hypothèse était que certaines structures océanographiques pouvaient entraîner des discontinuités géographiques et ainsi isoler géographiquement des groupes ou stocks (Chapitre 3.1). L'influence des structures océanographiques sur la structure des populations d'espèces marines, dont les poissons, a été soulignée par plusieurs études (Galarza et al., 2009; Schunter et al., 2011; White et al., 2010). Toutefois, la compréhension de l'influence des obstacles océanographiques sur la dispersion et la connectivité des populations de poissons reste encore un défi majeur tant pour les écologistes marins et les halieutes.

L'analyse de la forme des otolithes d'anchois provenant de 7 sites du bassin Algéro-provençal, de la mer d'Alboran et des zones voisines de l'Atlantique (nord du Maroc et golfe de Cadix), suggère l'existence de trois sous-groupes ou stocks distincts : 1) le groupe Atlantique nord-est (Maroc et golfe de Cadix), 2) le groupe sud de la mer d'Alboran et 3) le groupe du bassin Algéro-provençal. Ces résultats montrent l'efficacité de l'utilisation de la forme de l'otolithe pour la séparation des groupes d'anchois. Cette séparation des sous-groupes semble être liée aux caractéristiques océanographiques telles que le front Almeria-Oran (FAO) et le détroit de Gibraltar. Bien que la plupart des études génétiques aient été menées dans la région nord de la Méditerranée, le FAO a été suggéré comme un point de rupture génétique entre l'Océan Atlantique et la Méditerranée pour de nombreuses espèces de différents taxons, y compris des algues, des éponges, des mollusques, des crustacés, des poissons et des mammifères marins (voir la synthèse de (Patarnello et al., 2007)). Cet isolement génétique de part et d'autre du FAO est également bien documenté d'un point de

vue génétique pour différentes espèces de poisson, y compris des espèces pélagiques telles que l'anchois européen (Bouchenak-Khelladi et al., 2008), et la sardine européenne (Ramon et Castro, 1997). Le FAO est un front océanographique présentant un gradient prononcé de température (1.48°C) et de salinité (2 ppt) sur une distance de 2 km (Tintoré et al., 1988). De plus il se caractérise d'un point de vue biologique par différentes communautés d'espèces planctoniques de part et d'autre (Estrada et al., 1985b; Ruiz et al., 2013). Plusieurs études génétiques ont souligné l'isolement de l'anchois de la mer d'Alboran du reste de la Méditerranée, ce qui suggère que le FAO agit comme une barrière à la dispersion de l'anchois (Bembo et al., 1995; Borsa et al., 1997b; Magoulas et al., 2006; Sanz et al., 2008). Les résultats de notre étude confirment ceux de l'approche génétique, et montrent pour la première fois la pertinence de l'analyse de la forme de l'otolithe pour analyser l'influence des structures océanographiques sur la structuration des populations de poissons.

Un grand nombre d'études ont suggéré que le détroit de Gibraltar représente une coupure phylogéographique pour les espèces marines (Patarnello et al., 2007). Chez l'anchois, plusieurs études génétiques ont montré peu ou pas de différenciations entre les anchois de la mer d'Alboran et les sites proches situés dans le nord de l'Atlantique dans le golfe de Cadiz (Sanz et al., 2008; Zarraonaindia et al., 2012) ou l'archipel des Canaries (Bouchenak-Khelladi et al., 2008). À partir de l'analyse de la forme des otolithes, nous avons pu montrer que le détroit de Gibraltar constituait également une barrière à la dispersion des anchois. Nos résultats confirment les dernières études de génétiques de Chairi et al. (2007) et Viñas et al. (2013b), qui ont montré que la population d'anchois de la mer d'Alboran est génétiquement distincte des populations du Nord-Est de l'Atlantique, y compris des populations voisines (par exemple golfe de Cadiz). La présence de gyres cycloniques et l'étroitesse du plateau continental ont probablement contribué à la rétention et l'isolement des anchois de la mer d'Alboran. Sabatés et al. (2013) suggèrent que les caractéristiques océanographiques comme les gyres, jouent un rôle important sur la rétention et la concentration des larves de l'anchois. L'anchois est une espèce dont les frayères et les nourriceries sont relativement côtières ce qui peut expliquer l'isolement des populations par la présence de certaines structures hydrologiques ou des péninsules et détroits.

Dans une étude à plus grande échelle spatiale, l'analyse de la forme des otolithes d'anchois provenant de 15 localités couvrant une grande partie de son aire de répartition a révélé une structure de population complexe (Chapitre 3.2). À grande échelle, quatre groupes

distincts d'anchois ont pu être mis en évidence : groupe A : mer du Nord et Manche ; groupe B : Mauritanie et sud du Maroc ; groupe C : nord du Maroc, golfe de Cadix, sud de la mer d'Alboran et le bassin Algéro-provençale et le groupe D : nord de la mer Méditerranée. Toutefois, à des échelles spatiales plus petites, la structuration est plus complexe particulièrement en Méditerranée où la présence de structures océanographiques a tendance à isoler, du moins d'un point de vue phénotypique, certains groupes d'anchois. Dans la littérature, différentes études morphométriques, méristiques et génétiques ont également souligné la complexité de la structuration des populations d'anchois en Méditerranée (Kasapidis, 2014). Nos résultats montrent que les populations du sud de la Méditerranée sont distinctes de celles du nord de la Méditerranée. Toutefois, une étude récente basée sur l'analyse de la morphométrie géométrique de l'anchois de Sicile et de Tunisie (Traina et al., 2011) trouve un niveau élevé de chevauchement entre les individus de ces deux régions. Ils ont suggéré que ce mélange résulte de la migration trophique des anchois adultes le long de l'étroit passage dans la partie nord-ouest du détroit de Sicile. Bien que les résultats que l'on a obtenus chez la sardine ont tendance à confirmer ces résultats, l'absence de données dans cette zone et plus globalement dans la partie orientale sud de la Méditerranée ne nous permet pas de conclure sur la structuration des populations d'anchois dans cette région. Selon la gestion actuelle, les stocks de la mer de Marmara et de la mer Égée sont gérés séparément des stocks de la Méditerranée Occidentale (CGPM, 2013). L'analyse à petite échelle de la forme de l'otolithe a tendance à montrer une certaine complexité de la structure des populations qu'il serait nécessaire d'explorer de manière plus approfondie avec des études complémentaires. En Méditerranée, la gestion de l'anchois et de la sardine se fait par la Commission Générale des Pêches pour la Méditerranée (CGPM) qui a divisé la zone de la Méditerranée en 30 divisions (GSA, geographical sub-areas). Ces divisions sont basées davantage sur des considérations politiques et géographiques que sur une réalité biologique (CGPM, 2013). Actuellement, l'évaluation et la gestion de l'anchois et de la sardine ne se font que dans quelques divisions (01, 03, 06, 07, 16, et 17, 18, 29 et 30) (GFCM, 2014). Nos résultats sur la structuration des populations d'anchois en Méditerranée (Figure D.1) indiquent qu'il est nécessaire de revoir les unités de gestion et de prendre en compte les réalités biologiques.

Zarraonaindia et al. (2012) ont trouvé une homogénéité génétique entre les échantillons d'anchois de la mer du Nord et de la Manche et une divergence entre ceux-ci et

les anchois du golfe de Gascogne. Notre échantillonnage ne nous permet pas de comparer les anchois de la mer du Nord à ceux du golfe de Gascogne, mais nos résultats sont en accord avec l'étude génétique précédente puisque le groupe d'anchois de la Manche et la mer du Nord est clairement isolée de toutes les autres localités analysées. En fait, les anchois de la mer du Nord ne sont actuellement pas gérés étant donné qu'ils ne sont pas ciblés par les pêcheries du fait de leur faible abondance. Toutefois, cette espèce devient de plus en plus abondante dans cette région, probablement suite au réchauffement climatique observé depuis quelques décennies (Petitgas et al., 2012) et elle pourrait soutenir dans un proche avenir une activité de pêche dans cette région. Nous recommandons que l'anchois de la mer du Nord et de la Manche soit géré comme une unité de pêche indépendante.

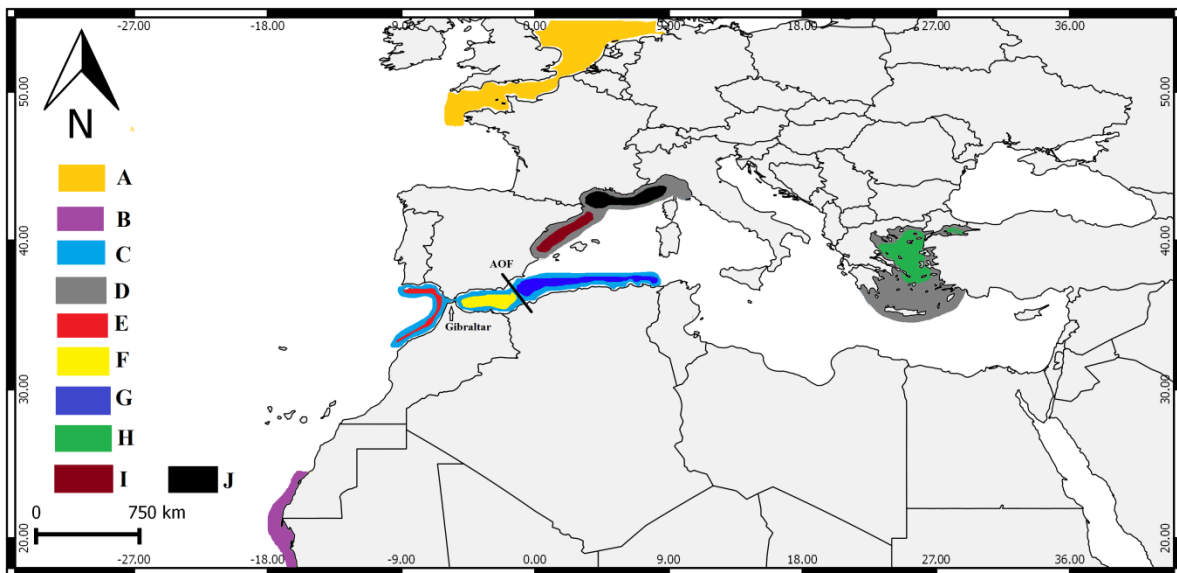


Figure D.1 : Carte représentant les principaux groupes d'anchois (*Engraulis encrasicolus*) identifiés à grande échelle à partir de l'analyse de forme des otolithes. A ; groupe de la Manche et mer du Nord, B ; groupe des régions nord-ouest de l'Afrique, C ; groupe du Maroc Nord Atlantique, golfe de Cadiz, sud de la mer d'Alboran et le bassin Algéro-provençal, D : groupe du Nord de la Méditerranée et les sous-groupes apparaissant à des échelles plus petites: E ; sous-groupe de l'Atlantique Nord-Ouest (Maroc et golfe de Cadiz), F ; sous-groupe du sud de la mer d'Alboran, G : sous-groupe du bassin Algéro-provençal, H : sous-groupe mer de Marmara et mer Égée, I : sous-groupe de mer Catalane et J : sous-groupe du golfe du Lion.

À la limite sud de sa répartition, les populations du nord-ouest de l'Afrique, au nord et au sud du Cap Blanc, forment un groupe unique qui est clairement isolée des populations de l'Atlantique situées plus au nord (golfe de Cadiz et nord du Maroc). Viñas et al. (2013a) ont montré que l'anchois des courants des Canaries est génétiquement différent des populations

du golfe de Cadiz. Au nord-ouest de l'Afrique un seul stock d'anchois est considéré en matière de gestion de la pêche (FAO-GFCM, 2011). Nos résultats suggèrent une séparation entre le stock Nord et le stock Sud d'anchois pour la région nord-ouest africaine. Les limites de ces stocks devraient être précisées par des études complémentaires.

I.2. Structuration des populations de sardines

La structure des populations de sardines a été étudiée au niveau de 15 localités dans le nord de l'Atlantique et la mer Méditerranée couvrant une grande partie de l'aire de répartition de l'espèce. À grande échelle, 3 groupes se distinguent clairement : groupe A : nord de la Méditerranée et golfe de Gabès; groupe B : Maroc Atlantique, sud de la mer d'Alboran et bassin Algéro-provençal ; groupe C : côtes Atlantiques européennes (Chapitre 3.3). Ces résultats confirment largement plusieurs études antérieures basées sur des caractères phénotypiques qui suggéraient l'existence de deux sous-espèces de sardines. La distinction entre les deux sous-espèces était principalement basée sur les critères morphologiques (comme la longueur de la tête) ou méristiques (le nombre de branchio-spines) (Parrish et al., 1989). La première, *Sardina pilchardus pilchardus*, localisée de la mer du Nord jusqu'au sud du Portugal, qui correspond au groupe C de notre étude et la deuxième sous-espèce, *Sardina pilchardus sardina*, qui est présente en Méditerranée et le long de la côte ouest africaine jusqu'à la Mauritanie et qui rassemble les groupes A et B de notre étude.

Les études génétiques, bien que souvent limitées à la rive nord de la Méditerranée, suggèrent une homogénéité génétique de la sardine au sein de la Méditerranée. Carvalho et al. (1994) par l'étude de l'ADN mitochondrial montrent une homogénéité entre des échantillons de sardines provenant de l'Adriatique, de la mer Ionienne, du détroit de Sicile et de la mer Tyrrhénienne. De plus, l'analyse des échantillons provenant de la mer Noire, de la mer de Marmara, de la mer Égée et du nord-est de la Méditerranéenne, montre un mélange génétique entre les populations de sardines (Sarmasik et al., 2008). Contrairement à ces études génétiques, nos résultats montrent une séparation entre les populations du nord et du sud de la Méditerranée à l'exception des échantillons du golfe de Gabès qui sont regroupés avec ceux du nord de la Méditerranée. Ce dernier résultat est conforté par les études génétiques et morphométriques récentes qui ont montré un regroupement des sardines de Tunisie avec ceux de la Sicile ou de la mer Ionienne et Adriatique (Fadhlaoui-Zid et al., 2010; Traina et al., 2011). Ce rapprochement des sardines de Tunisie avec ceux du nord de la Méditerranée peut s'expliquer une migration trophique des anchois adultes le long de l'étroit passage dans la

partie nord-ouest du détroit de Sicile. L'isolement des sardines du golfe de Gabes avec les populations du sud-ouest de Méditerranée pourrait s'expliquer par la configuration de plateau continental. Dans la partie sud de la mer Méditerranée, le plateau continental est le plus souvent une étroite bande côtière à l'exception du golfe de Gabès, qui est large et qui se caractérise par une productivité biologique élevée (Siokou-Frangou et al., 2010). Cette configuration a probablement contribué à la rétention des sardines du golfe de Gabes (Agostini et Bakun, 2002), limitant ainsi les échanges avec les sardines du bassin Algéro-provençal.

Les résultats des études génétiques sur la structuration des populations de sardines dans le bassin occidental sud de la Méditerranée sont inexistantes et celles qui sont réalisées dans la partie nord de ce bassin ne coïncident pas avec nos résultats (Kasapidis, 2014). Ramon et Castro (1997) par l'analyse des marqueurs allozymiques et Tinti et al. (2002) par l'analyse de la divergence des séquences de cytochrome b (ADN mitochondrial), montrent que les échantillons prélevés en mer d'Alboran sont distincts de ceux du reste de la Méditerranée et se rapprochent par contre de ceux de l'Atlantique (Borsa et al., 1997a). Ainsi, le front d'Almería-Oran constituerait une barrière à la dispersion génétique de la sardine dans le bassin nord méditerranéen. Nos résultats montrent que le front Almeria-Oran et le détroit de Gibraltar ne constituent pas une barrière efficace pour la séparation des populations de sardines. Des échanges entre les populations de la Méditerranée du Sud-ouest et ceux de la côte marocaine Atlantique ou du golfe de Cadix pourraient expliquer la faible différenciation entre ces groupes. Des études génétiques plus récentes basées sur les données nucléaires et mitochondriaux, n'ont pas détecté de différenciation géographique entre les populations de sardines de l'Atlantique et celles de la Méditerranée (Atarhouch et al., 2006; Gonzalez et Zardoya, 2007). Cela peut être dû aux échanges continus de masses d'eau à travers le détroit de Gibraltar, avec une entrée d'eau superficielle Atlantique (jusqu'à 150-200 m) vers la Méditerranée. Ce flux permet la dérive passive des œufs et larves à travers le détroit de Gibraltar (Roldan et al., 1998), favorisant probablement leur dispersion vers les côtes du sud de la mer d'Alboran le long des côtes marocaines et algériennes. Par rapport à l'anchois européen, dont nous avons montré qu'il se caractérisait par une forte structuration des populations, la sardine européenne a une structure génétique et zoogéographique plus simple (Kasapidis, 2014). En effet, les études utilisant des marqueurs moléculaires différents, tels que les allozymes (Chlaida et al., 2006; Chlaida et al., 2009; Laurent et al., 2007; Spanakis et

al., 1989), l'ADN mitochondrial (Atarhouch et al., 2006; Tinti et al., 2002) et des microsatellites Gonzalez et Zardoya (2007) montrent une très faible structuration génétique de la sardine. La structuration spatio-temporelle des individus d'une espèce dépend en partie de l'action de la structuration du milieu (milieux favorables ou non, barrières environnementales), mais aussi de facteurs intrinsèques à l'espèce (comportements sociaux notamment). C'est pourquoi la délimitation des populations varie d'une espèce à l'autre. Chez la sardine, l'absence de relations avec les structures océanographiques pourrait être attribuée à sa capacité de mobilité et de dispersion plus élevée comparée à l'anchois européen (Checkley, 2009). De plus l'anchois est souvent restreint à des habitats côtiers alors que la sardine se retrouve plus au large (Barange et al., 2005).

En matière de gestion des stocks de sardine, nos résultats (Figure D.2) suggèrent une révision des limites des stocks actuellement retenues par le CGPM. La séparation des stocks du Nord et du sud de Méditerranée ainsi que les échanges potentiels entre le sud de la Méditerranée et les régions limitrophes de part et d'autre du détroit de Gibraltar (golfe de Cadix et nord de la côte marocaine atlantique) doivent être prises en considération.

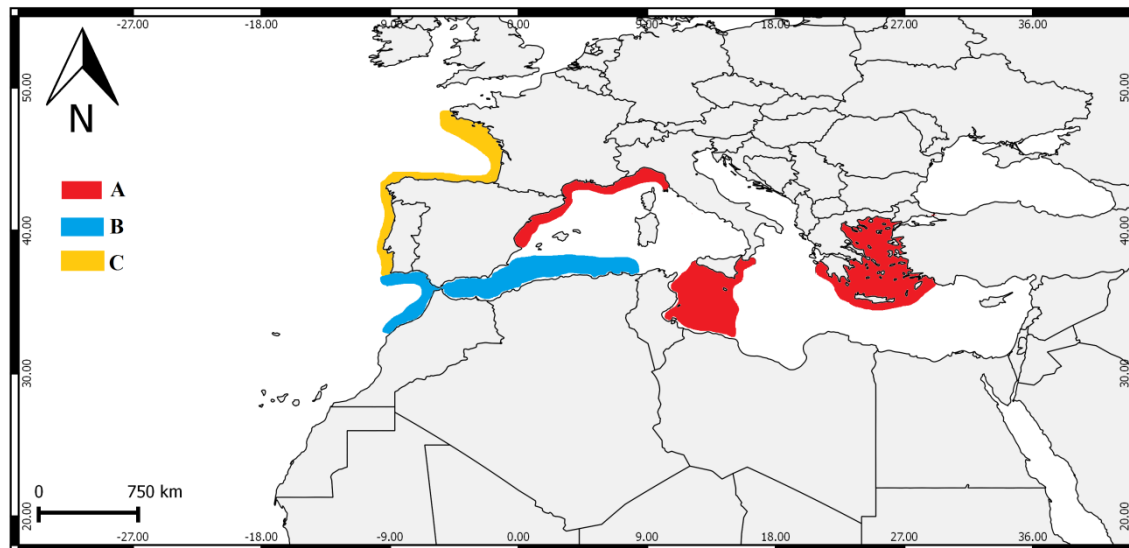


Figure D.2 : Carte représentant les différents groupes de sardines (*Sardina pilchardus*) identifiés à partir de l'analyse de la forme des otolithes. **A** ; groupe du nord de la Méditerranée et du golfe du Gabès, **B** ; groupe du Maroc Atlantique, sud mer d'Alboran, bassin Algéro-provençal, **C** ; groupe côtes Atlantiques européennes.

I.3. Signification des structurations de populations observées

L'analyse de la forme de l'otolithe des anchois et des sardines a mis en évidence une plus grande structuration de leurs populations comparées aux études génétiques. Les individus qui résident dans des environnements différents sont généralement censés présenter des différences (morphologie, cycles de reproduction, taux de croissance et de mortalité), même si elles sont génétiquement identiques (Heino, 2013). En général, ces variations sont liées à la plasticité phénotypique en réponse aux conditions environnementales (Cadrin, 2000). Campana et Casselman (1993) ont suggéré que les facteurs environnementaux influencent davantage la forme des otolithes que la génétique. Les différences de forme d'otolithes observées dans notre étude sont très probablement dues à des conditions environnementales différentes, étant donné qu'il y a peu ou pas de différenciation génétique (Kasapidis, 2014). Les variations géographiques des conditions environnementales comme la température et la disponibilité en nourriture peuvent avoir influé sur la croissance des poissons. De nombreuses études ont montré que la morphologie des otolithes peut varier en réponse à des différences de croissance (Cardinale et al., 2004). La croissance de la sardine et de l'anchois ont été largement étudiés dans leur aire de répartition, et de nombreuses études ont montré des différences géographiques de croissance (ex. (Silva et al., 2008; Tsikliras et Koutrakis, 2013)).

Chez ces espèces, la taille des individus, et donc la croissance, diminue à la fois selon la longitudinale (de l'Ouest vers l'Est en Méditerranée) et selon la latitude (de la Manche au nord du Maroc dans l'Atlantique). Par exemple, (Alemany et Alvarez, 1993) ont observé des différences significatives de croissance chez la sardine, avec une croissance plus élevée dans la mer d'Alboran que sur la côte méditerranéenne espagnole. Ils ont suggéré que les populations de sardines de la mer d'Alboran pourraient appartenir à la même population de l'Atlantique. Ces différences de croissance de la sardine correspondent bien avec la structuration des populations de sardines observées dans cette thèse.

Ce travail de thèse suggère que les différences phénotypiques, tels qu'observées avec l'analyse de la forme des otolithes, peuvent être plus utiles que les études génétiques pour étudier la structure des populations à petite échelle spatiale. Différentes études ont montré que certaines espèces de poisson de Méditerranée et d'Atlantique peuvent être distinguées en utilisant l'analyse de la forme des otolithes, alors que ces stocks ne sont pas génétiquement

isolés. C'est le cas du balaou, *Somberesox saurus saurus* (Agüera et Brophy, 2011) ou du chinchard *Trachurus trachurus* (Stransky et al., 2008a).

Bien que les différences phénotypiques ne fournissent pas de preuves directes de l'isolement génétique entre les stocks, ils peuvent indiquer la séparation prolongée des poissons dans les différents habitats de l'environnement (Begg et al., 1999). Ces stocks locaux et isolés de poissons peuvent présenter des caractéristiques démographiques (croissance, recrutement, reproduction,...) différentes justifiant une évaluation et une gestion distinctes. En effet, une condition essentielle pour une gestion et une conservation durable de la pêche est la mise en correspondance des processus biologiquement pertinents et des mesures de gestion (Reiss et al., 2009). Selon (Gauldie, 1988) ces stocks représentent différents "stocks exploités" ou "harvest stock", dans lesquels la pression de pêche sur un stock n'a pas d'effet sur l'abondance des poissons dans le stock contigu. Ainsi, il peut y avoir des stocks de poissons qui ne sont pas génétiquement différenciés, mais qui réagissent de façon indépendante à l'exploitation (Cadrin et al., 2013).

Nous croyons que les résultats de la génétique ne sont qu'un élément dans la définition des unités de gestion de la pêche. Les études génétiques seules ne peuvent suffire à discriminer les stocks présentant un certain degré d'isolement (Hauser et Ward, 1998). C'est pourquoi les groupes phénotypiques doivent être pris en compte dans la délimitation des stocks.

Ce travail de thèse supporte l'intérêt de l'utilisation de la forme des otolithes dans la discrimination des groupes de poissons à grande et à petite échelle. La discrimination de groupes phénotypiques de poisson est mieux adaptée pour répondre aux questions d'exploitation (Cadrin et al., 2013) et à la définition opérationnelle et flexible du stock qui a un sens écologique (Secor, 2014). Dans le cadre de cette thèse, l'approche phénotypique nous a permis de mieux comprendre la structure des populations d'anchois (Figure D.1) et de sardines (Figure D.2). Cette structuration phénotypique, fournit une nouvelle perspective pour la stratégie de pêche et de gestion des stocks d'anchois et de sardines.

II. étude du régime alimentaire de la sardine et de l'anchois dans différentes régions de la Méditerranée et de l'Atlantique.

Les petits poissons pélagiques comme la sardine et l'anchois jouent un rôle important dans les réseaux trophiques marins, car ils sont les principaux moyens de transfert d'énergie du plancton vers les grands prédateurs (poissons, oiseaux, mammifères marins (Cury et al., 2000). L'étude de l'écologie trophique de ces espèces est essentielle pour déterminer les facteurs qui contrôlent leurs distributions et abondances.

C'est dans ce contexte que nous avons d'abord étudié la composition et le chevauchement du régime alimentaire de la sardine et de l'anchois au niveau de différents sites situés en Méditerranée et en Atlantique. Nous avons ensuite analysé et comparé le régime alimentaire en fonction des environnements dans lesquels évoluent les poissons (zone d'upwelling, zone oligotrophe,...) le long de leur aire de répartition en Méditerranée et en Atlantique NE (10 sites pour la sardine et 13 sites pour l'anchois).

Le nombre de proies ou groupe de proies consommées par la sardine et l'anchois, tous sites confondus, est similaire (27 proies). Anchois et sardines sont essentiellement zooplantonophages (Chapitre 4.1). Ils consomment majoritairement des copépodes (59.4% des proies identifiées pour la sardine et plus de 78% chez l'anchois), comme cela a déjà été démontré en mer du Nord et en mer Baltique (Raab et al., 2011), en mer Catalane (Palomera et al., 2007), dans le golfe du Lion (Costalago et al., 2014; Morote et al., 2010; Plounevez et Champalbert, 2000), en mer Égée (Catalán et al., 2010) et dans la partie sud de Méditerranée (Bacha et Amara, 2009, 2012). Cela n'est pas étonnant puisque les copépodes représentent le groupe zooplanctonique majeur en matière de biomasse et d'abondance en Méditerranée (Champalbert, 1996; Siokou-Frangou et al., 2010), en Manche-mer du Nord (Hecq, 1976) et en Atlantique (Beauchard et al., 2014). Du phytoplancton est retrouvé dans les estomacs (%O = 15%, %O = 0.5%) respectivement pour la sardine et l'anchois. Les études sur l'écologie alimentaire des sardines adultes à partir de l'analyse des contenus stomacaux suggèrent que son régime alimentaire se compose de phyto et zooplancton dans des proportions différentes selon la région (Bode et al., 2004). Une répartition des proies zooplanctoniques basée sur la taille des proies est généralement observée entre les anchois et les sardines d'une même zone (Ganias, 2014). Les sardines se nourrissant de zooplancton de plus petite taille que ne le font les anchois. Les sardines consomment également plus de phytoplancton que les anchois et donc se nourrissent à un niveau trophique inférieur

(Chouvelon et al., 2014). Ces différences de régime alimentaire sont en partie dues à des structures morphologiques différentes, les sardines ayant des branchio-spines plus fines et plus resserrées que l'anchois, leur permettant ainsi de retenir des proies plus petites. Cela est également dû à des comportements trophiques différents. Sardines et anchois utilisent deux comportements alimentaires : ils peuvent se nourrir par filtration en absorbant toute la matière en suspension dans la colonne d'eau, principalement en journée ou par prédation lorsqu'ils repèrent visuellement une proie de taille importante (Ganias, 2014; Palomera et al., 2007; Plounevez et Champalbert, 2000). La comparaison spatiale montre que l'anchois et les sardines des sites du sud de la Méditerranée et de sa partie orientale ont un régime alimentaire plus diversifié que celui de la partie nord ou de l'Atlantique. L'étude du régime alimentaire montre que sardines et anchois ont une stratégie alimentaire généraliste et une large niche écologique.

Globalement, le coefficient de vacuité chez les deux espèces est faible indiquant une bonne alimentation ou disponibilité en nourriture. Toutefois des variations saisonnières du coefficient de vacuité ont été observées : il est plus élevé en automne-hiver qu'au printemps-été. L'intensité alimentaire telle que déterminée à partir du taux de remplissage de l'estomac, ne montre pas de relation avec la productivité biologique des différents sites étudiés. (Garrido et al., 2008) ont montré que l'intensité alimentaire (saisonnière et spatiale) de la sardine est corrélée à la concentration en chlorophylle *a* de surface obtenue à partir des données satellitaires.

Anchois et sardines sont connus pour coexister et partager le même habitat et, par conséquent, interagir entre eux d'un point de vue trophique (Alheit et al., 2009; Checkley, 2009). Ces deux espèces sont planctonophages et consomment une grande variété de proies planctoniques durant leurs stades de développement (Bacha et Amara, 2009; Borme et al., 2009; Costalago et al., 2012; Morote et al., 2010; Plounevez et Champalbert, 2000; Tudela et Palomera, 1997) et leurs niches écologiques sont susceptibles de se chevaucher. Les recouvrements trophiques entre les anchois et les sardines ont été peu étudiés à ce jour alors que les abondances de ces deux espèces fluctuent généralement de façon asynchrone (Checkley, 2009). Il a été suggéré que ces fluctuations sont en partie liées à des problèmes trophiques (Nikolioudakis et al., 2014). L'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote a montré que l'anchois a une plus grande plasticité trophique en se nourrissant plus au large et sur une plus grande variété de taille de proie, alors que la sardine semble plus limitée

aux zones côtières et aux espèces méso-zooplanctoniques de ces eaux pour l'alimentation (Chouvelon et al., 2014). Ces résultats et ceux de notre étude suggèrent un faible chevauchement du régime alimentaire entre les deux espèces particulièrement dans les zones de fortes productivités biologiques. Toutefois, en Méditerranée, où les eaux sont connues pour être oligotrophiques (Siokou-Frangou et al., 2002) et donc peu productives (Figure 4), il peut y avoir chevauchement des niches trophiques des 2 espèces du fait de la probable compétition alimentaire entre les 2 espèces (Chapitre 4.2).

L'approche adoptée dans cette thèse pour l'étude du régime alimentaire consiste en l'observation directe des contenus stomacaux qui fournit des informations qualitatives et quantitatives sur ce qu'un poisson a récemment mangé (Elliott et Hemingway, 2002; Marshall et Elliott, 1996). Toutefois cette approche présente certaines limites comme les problèmes de régurgitations (qui semblent peu importants dans notre cas notamment pour la sardine qui présentait un coefficient de vacuité nul) mais aussi des problèmes liés à la digestion des proies. En effet, la digestion peut être variable selon la constitution des proies et, par conséquent, entraîner une sous-estimation de la contribution des proies les plus rapidement digérées. D'autres approches se développent comme l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote.

Dans les estomacs analysés, nous avons relevé la présence de nombreux fils de pêche et de quelques fragments de plastique. Ces plastiques proviennent souvent d'éléments communément utilisés dans l'industrie de la pêche comme cela a été révélé au niveau de la Manche (Lusher et al., 2012) ou du gyre du Pacifique (Boerger et al., 2012). On les retrouve en grand nombre notamment en Méditerranée, où la configuration semi-fermée de la mer et les apports fluviaux favorisent leur concentration (Collignon et al., 2012). Les plastiques retrouvés en milieu marin sont un problème grandissant. Les poissons peuvent ingérer les plastiques, provoquant le blocage du tractus gastro-intestinal et la mort. Dans d'autres cas, ils peuvent jouer le rôle de perturbateur endocrinien et affecter les fonctions vitales du poisson comme la reproduction (Lusher et al., 2012). Un suivi et une étude plus poussée sur l'importance de cette pollution et les conséquences qu'elle peut engendrer chez les poissons sont plus que nécessaires aux vus résultats obtenus.

Liste des figures et des Tableaux

Liste des tableaux et des figures

Chapitre I

Figure I.1 : Évolution de l'état des stocks halieutiques entre 1974 et 2009. (FAO, 2011).	1
Figure I.2 : Évolution de la biomasse et des captures de la sardine européenne dans le golfe du Lion. (FAO, 2012).	3
Figure I.3 : Localisation des frayères et nourriceries (en griset)(A) de la sardine européenne dans l'Atlantique NE et (B) de l'anchois européen en Méditerranée (Ganias, 2014).	6
Figure I.4 : Débarquements de l'anchois européen (<i>Engraulis encrasicolus</i>) par quelques pays durant la période 1950 – 2012. Source : FAO, (Fishstat).	7
Figure I.5 : Production mondiale de capture (k = 1000 tonnes) pour l'anchois européen (<i>Engraulis encrasicolus</i>) entre les années 1950 et 2012. FAO, Fisheries and Aquaculture Department. http://www.fao.org	8
Figure I.6 : Débarquements de la sardine européenne (<i>Sardina pilchardus</i>) par quelques pays durant la période 1950 – 2012. (Source : FAO, Fishstat).	8
Figure I.7 : Production mondiale de captures (k = 1000 tonnes) pour la sardine européenne (<i>Sardina pilchardus</i>) entre les années 1950 et 2012. FAO, Fisheries and Aquaculture Department. http://www.fao.org	9
Figure I.8 : Évolution des captures de sardines européennes dans différentes régions en Atlantique Nord-est (CIEM, 2014).	9
Figure I.9 : Carte qui représente la structuration génétique de la sardine européenne (<i>Sardina pilchardus</i>) en Méditerranée et en Atlantique NE. Les lignes noires représentent les barrières au flux des gènes entre différentes populations de sardines. Sources : 1 : Ramon and Castro (1997), 2 : (Tinti et al., 2002), 3, 4 : Chlaida et al. (2006), 5 : Laurent et al. (2007), 6 : Chlaida et al. (2008), 7 : Kasapidis et al. (2011).	20
Figure I.10 : Carte de distribution de l'anchois (gris foncé), avec une structuration selon la fréquence du clade mtDNA (A : en rouge et B : en bleu). Sources, Magoulas et al. (2006), Borrell et al. (2012) et Ganias (2014). Les lignes noires représentent les barrières au flux des gènes (1 : Spanakis et al. (1989), 2 : Bembo et al. (1995), 3 : Bembo et al. (1996b), 4 : Magoulas et al. (1996), 5 : Magoulas et al. (2006), 6 : (Sanz et al., 2008), 7 : Zarraonaindia et al. (2009), 8 : Borrell et al. (2012), 9 : Zarraonaindia et al. (2012), 10 : Borsa et al. (2004). ...	22
Figure I.11 : Carte qui représente les différentes divisions de la mer Méditerranée définie par la Commission Générale des Pêches pour la Méditerranée (CGPM), (CGPM, 2013).	23
Figure I.12 : Carte qui représente les divisions de pêche dans l'Est de l'Atlantique selon ICES et FAO (2014).	25

Figure I.13 : Délimitation des trois stocks de sardines le long des côtes ouest-africaines retenues par la (FAO, 2012).....	26
---	----

Tableau I. 1 : Tableau qui représente l'état des stocks de la sardine européenne (S) et de l'anchois européen (E) dans les principales divisions de gestion (GSA) en Méditerranée(CGPM, 2014a, b).	24
--	----

Chapitre II

Figure II.1: Localisation des principaux bassins, détroits, mers marginales et les différentes parties de la mer Méditerranée (Incarbona et al., 2013).	32
---	----

Figure II.2: Image qui représente la température et la salinité des différentes masses d'eau de l'Atlantique et la méditerrané.	33
--	----

Figure II.3: Schéma qui représente les principaux courants de surface et les tourbillons dus au flux de l'Atlantique (Patarnello et al., 2007).	34
--	----

Figure II.4: Carte de Nord-Ouest de la Méditerranée qui montre le courant nord (NC) et la bathymétrie (200 et 1000 m isobathe).	35
--	----

Figure II.5 : Schéma qui illustre la circulation en mer d'Alboran (Tintoré et al., 1988).....	36
---	----

Figure II.6: La circulation dans le bassin orientale de la Méditerranée (Malanotte-Rizzoli et al., 1997).	37
--	----

Figure II.7: Moyenne annuelle de la température (°C) de surface de l'eau (SST) Dec 2010–Dec 2013. http://gdata1.sci.gsfc.nasa.gov/	38
---	----

Figure II.8: Carte qui représente la concentration annuelle moyenne (Déc. 2010 à Déc. 2013) de la chlorophylle a en mer méditerranée. http://gdata1.sci.gsfc.nasa.gov/	39
--	----

Figure II.9: Température de surface de l'eau du Nord-est de l'océan Atlantique http://gdata1.sci.gsfc.nasa.gov/	40
--	----

Figure II.10: Carte qui représente les courants du nord-est de l'Atlantique. Source (Checkley, 2009).	41
--	----

Figure II.11: (A) : Carte du Nord de l'Atlantique ibérique et nord-ouest de l'Afrique indiquant. Les isobathes (m) 200, 1000, 2000 et 3000 sont présentées. Les larges flèches claire et étroite représentent les flux de surface, les flèches sombre représentent le courant sous-jacent de la pente vers les pôles, d'après Arístegui et al. (2006). (B) Concentration du chlorophylle-a dans l'est de l'Atlantique http://gdata1.sci.gsfc.nasa.gov/	42
--	----

Figure II.12: Zone de ponte de la sardine dans le péninsule Ibérique et Golfe du Gascogne (<i>Sardina pilchardus</i>). Source (Checkley, 2009).	44
--	----

Figure II.13: Zone de ponte de l'anchois dans le péninsule Ibérique et Golfe du Gascogne (<i>Engraulis encrasicolus</i>).Source (Checkley, 2009).	45
Figure II.14: Localisation des sites d'échantillonnages de l'anchois <i>Engraulis encrasicolus</i> (●) et de la sardine <i>Sardina pilchardus</i> (▲). Source : Google earth.	46
Figure II.15: L'anchois européen <i>Engraulis encrasicolus</i> . Bouche largement fendue, jusqu'en arrière des yeux.	47
Figure II.16: Répartition géographique de l'anchois <i>Engraulis encrasicolus</i> . Source www.fishbase.org	48
Figure II.17: La sardine européenne <i>Sardina pilchardus</i>	50
Figure II.18: Répartition géographique de la sardine européenne.	51
Figure II.19: Labyrinthe membraneux de l'oreille interne en vue dorsale, la voûte crânienne, le cervelet et le bulbe ont été enlevés. M, cerveau moyen ; U, utricule ; Ct, canal transverse ; L, lagena ; S, saccule. (D'après S. Dijkgraaf dans Grasse, 1958).	54
Figure II.20: Labyrinthe de poisson. Vue du côté interne. Aa, ampoule antérieure ; Ap, ampoule postérieure ; Ca, Cp, canaux semi-circulaires antérieur, postérieur ; De, canal endolymphatique ; L, lagena ; Mu, macula utriculi ; Ra, rameau nerveux de l'ampoule ; Rp, rameau de la lagena ; S, saccule ; Se, saccule endolymphatique ; Ss, sinus superior (crus commune) ; U, utricule ; VIII, 8e nerf crânien. (D'après S. Dijkgraaf dans (Grasse, 1958)). ..	54
Figure II.21: Représentation des différentes parties de l'otolithe droit (distal) de l'anchois (a) et de la sardine (b). A : antérieure, P : postérieure, V : ventrale et D : dorsale. d et D : distances entre le rostrum et l'anti-rostrum de l'otolithe de l'anchois et de la sardine respectivement.	55
Figure II.22: Représentation graphique des contours d'une <i>sagitta</i> droite d' <i>E. encrasicolus</i> (rouge) et de <i>S.pilchardus</i> (vert).	56
Figure II.23: Poste de travail (ordinateur, loupe binoculaire et camera). L'otolithe est photographié sur le logiciel TNPC. MREN : Laboratoire d'Océanologie et de Géoscience, LOG- Wimereux- France.	60
Figure II.24: Photo d'un otolithe droit d' <i>E. encrasicolus</i> , b : l'otolithe avec la ligne multicolore qui représente le périmètre, c : image binarisée de l'otolithe réalisée sur TNPC.	61
Figure II.25: Schématisation des résultats attendus par l'utilisation de la transformée de Fourier sur un contour fermé à k points.	64
Figure II.26: Variations de la moyenne des pourcentages cumulés de la puissance de Fourier par rapport au nombre d'harmoniques décrivant la forme des otolithes de la sardine et de l'anchois.	65
Figure II.27: Reconstitution des contours d'un otolithe de sardine : contour reconstruit par les coefficients de Fourier à n harmonique.	66

Figure II.28: Reconstitution des contours d'un otolithe droit d'anchois : contour reconstruit par les coefficients de Fourier à n harmonique.....	67
Figure II.29: Estomac disséqué, prêt à être fractionné (la moitié de chaque partie sera prélevée).....	71
Figure II.30: Représentation graphique du diagramme de Costello modifié par (Amundsen et al., 1996), qui montre l'importance de la position des proies sur le graphe.	74
Tableau II. 1 : Indices de forme calculés pour chaque otolithe à partir des différents paramètres mesurés.....	62
Tableau II.2 : Récapitulatif des différentes régions d'échantillonnages, les zones de pêche, le nombre d'otolithe et la moyenne de la taille des poissons. E ; <i>Engraulis encrasicolus</i> , S ; <i>Sardina pilchardus</i>	69

Chapitre III

Figure III.1 : Map of the seven locations where <i>E. encrasicolus</i> individuals were sampled. The circulation in the Alboran Sea, and location of the Almeria- Oran Front (AOF) are shown (EAG = east Alboran gyre, WAG = west Alboran gyre).....	81
Figure III.2 : (a) Non-metric multidimensional scaling (nMDS) and (b) Cluster analysis output depicting the linkage dendrogram (Bray–Curtis similarity) computed on otoliths shapes indices and EFC of <i>E. encrasicolus</i> from the seven areas. Circles represent groupings stocks (stress: 0.08).....	86
Figure III.3 : Average shapes of the otoliths of <i>E. encrasicolus</i> in the three stocks identified, based on the mean FDs.	87
Figure III.4 : Map of sampling locations and fishing areas (delineated by black lines and bold number) concerned by the study. Sample codes (normal number) and fishery areas names as in Table III.6.	98
Figure III.5 : (Above) otolith of <i>E. encrasicolus</i> . The notation Lo, Wo, V, D, A and P refer to the maximum length, maximum width, ventral, dorsal, anterior and posterior on the otolith. (Below) average shapes of the otoliths from the four groups identified, based on mean Fourier descriptors FDs within each group.....	99
Figure III.6 : Cluster analysis output depicting the linkage dendrogram on Euclidean distances among mean otoliths shape indices and Fourier descriptors for <i>E. encrasicolus</i> otoliths from the fifteen sampling areas.....	103
Figure III.7 : non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination plot of the Euclidean distances between mean size-corrected otoliths shape indices and Fourier descriptors in each sampling area (see Table III.6 for area codes) (stress: 0.08).	103

Figure III.8 : Map of sampling locations. The dashed zone shows the continental shelf and the area of distribution of the species.	116
Figure III.9 : (Above) otolith of <i>S. pilchardus</i> . The notation Lo, Wo, V, D, A and P refer to the maximum length, maximum width, ventral, dorsal, anterior and posterior on the otolith. (Below) average shapes of the otoliths from the three groups identified, based on mean Fourier descriptors FDs within each group.....	117
Figure III.10 : Linear Discriminant Analysis (LDA) scores for the classification of otoliths of <i>S. pilchardus</i> by sampling areas (14 areas) based on pooled data of shape indices and Fourier descriptors (only barycenters are shown). The Lebanon sample is not represented.....	120
Figure III.11 : Cluster analysis output depicting the linkage dendrogram based on Euclidean distances among mean Fourier descriptors for <i>S. pilchardus</i> otoliths calculated from the 14 sampling areas.....	121
Table III.1 : Sample locations, anchovy sizes, and number of otoliths analyzed.	82
Table III.2 : Otolith size parameters and resulting shape indices utilized for the shape analysis.....	83
Table III.3 : Results of non-parametric discriminant function analysis between sampling areas of <i>E. encrasicolus</i> . [The number of fish classified to category followed by percentage (in parentheses) are shown, the values of the matrix diagonal representing the correctly classified percentage (Overall correct classification = 78% (829 /1059), (Wilk's $\lambda = 0.12$, $p < 0.001$)]. See Table III.1 for codes used.....	85
Table III.4 : PERMANOVA comparison of otoliths of <i>E. encrasicolus</i> from the three stocks. Shown are overall comparison among regions for combined otolith shape and elliptical Fourier coefficients including pairwise comparisons between regions.	85
Table III.5 : Results of non-parametric discriminant function analysis between the three stocks of <i>E. encrasicolus</i> . [The number of fish classified to category followed by percentage (in parentheses) are shown (Overall correct classification = 81%, Wilk's $\lambda = 0.28$, $p < 0.001$)].....	87
Table III.6 : Summary information of anchovy samples: Sample locations, geographic areas (GA), codes, fishing areas, <i>E. encrasicolus</i> size (TL, mm), and number of otoliths used in shape analysis.....	97
Table III.7 : Otolith size parameters and resulting shape indices utilized for the shape analysis.....	99
Table III.8 : Jackknifed classification matrix of the discriminant analysis between sampling areas. The percentages in rows represent the classification into the areas given in columns (correct classification in bold and number of otoliths in brackets). Overall classification success: 44%, Wilk's $\lambda = 0.06$, $p < 0.0001$).	102

Table III.9 : PERMANOVA comparison of otoliths of <i>E. encrasicolus</i> from the four stocks (p/f). Shown are overall comparison among regions elliptical Fourier coefficients including pairwise comparisons between stocks.	104
Table III.10 : Jackknifed classification matrix of the linear discriminant analysis between the four stocks. The percentages in rows represent the classification into the stocks given in columns (correct classification in bold and number of otolith in brackets). Overall classification success: 83 %, Wilk's $\lambda = 0.25$, $p < 0.0001$).	104
Table III.11 : Sampling data of sardine and number of otoliths used in shape analysis.	115
Table III.12 : Otolith size parameters and resulting shape indices utilized for the shape analysis.	118
Table III.13 : Jackknife classification matrix of the discriminant analysis between sampling areas. The percentages in rows represent the classification into the areas given in columns (correct classification in bold and number of otoliths in brackets). Overall classification success: 58 %, Wilks' $\lambda = 0.062$, $p < 0.0001$)	120
Table III.14 : Overall PERMANOVA comparison among regions for combined sardine otolith shape and elliptical Fourier coefficients, including pairwise comparisons between groups.	122
Table III.15 : Jackknife classification matrix of the linear discriminant analysis between the three groups. The percentages in rows represent the classification into the groups given in columns (correct classification in bold and number of otolith in brackets). Overall classification success: 77 %, Wilks' $\lambda = 0.347$, $p < 0.0001$)	122

Chapitre IV

Figure IV.1 : Localisation des sites d'échantillonnages. Les codes sont présentés dans le tableau IV.1. Le grisé représente la limite de la bathymétrie 500m.	133
Figure IV.2 : Indice de vacuité (exprimé en pourcentage) aux différents sites étudiés. La ligne hachurée sépare les saisons.	136
Figure IV.3 : Moyenne annuelle de la concentration en chlorophylle a (mg/m^3) entre janvier 2010 et janvier 2014 dans la zone d'étude. Source (http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/).	137
Figure IV.4 : Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) pour les proies et les stations (en gras) basée sur la fréquence d'occurrence (%O), (voir tableau IV.1 pour l'explication des codes).	140
Figure IV.5 : En haut ; Dendrogramme des assemblages des sites selon le régime alimentaire basé sur l'indice de Bray-Curtis et la méthode des groupements moyens. En bas ; Graphique d'ordination en 2D (nMDS) des sites et regroupements selon la similarité du régime alimentaire des anchois.	141

Figure IV.6 : Pourcentage moyen de fils de pêche observés par rapport à l'ensemble des proies dans les estomacs analysés.....	144
Figure IV.7 : Carte représentant les différentes zones d'échantillonnage des sardines (<i>Sardina pilchardus</i>).	149
Figure IV.8 : AFC réalisée avec toutes les stations. En rouge sont représentés les différents groupes de proies, et en bleu, les stations.	154
Figure IV.9 : Histogramme basé sur les fréquences d'occurrences (O%>10%) au cours de trois saisons (printemps, hivers et automne) au niveau du site Béjaia.....	156
Figure IV.10 : Dendrogramme des similarités du régime alimentaire de <i>Sardina pilchardus</i> entre les dix régions, calculé sur la base des fréquences d'occurrences supérieures à 10%..	156
Figure IV.11 : Fils retrouvés dans un estomac d'une sardine du site du golfe de Gabès (Tunisie).....	158
Figure IV.12 : Localisation des sites d'échantillonnages de l'anchois (<i>E. encrasicolus</i>) et de la sardine (<i>S. pilchardus</i>). Les codes sont présentés dans le tableau IV.8.....	163
Figure IV.13 : Coefficient de vacuité pour l'anchois <i>E. encrasicolus</i> dans les sites étudiés.	167
Figure IV.14 : Diagramme de Costello modifié par Amundsen (1996) pour les 7 sites. Proies mangées par la sardine (▲) et par l'anchois (●).	171
Figure IV.15 : Moyenne annuelle de la concentration en chlorophylle a (mg/m ³) entre janvier 2010 et janvier 2014 dans la zone d'étude. Source (http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/).	173
Tableau IV.1 : Récapitulatif des sites et des échantillons analysés : A-H ; automne-hiver. P-E : printemps-été. LT : longueur totale.	134
Tableau IV.2 : Récapitulatif des fréquences d'occurrence (%O) et des fréquences numériques (%N) pour les proies observées dans les estomacs d'anchois analysés aux différents sites..	139
Tableau IV.3 : Comparaison du régime alimentaire des 3 groupes obtenus par l'ANOSIM et le SIMPER (Amoy 1 et Amoy 2 : abondance moyenne dans le premier groupe et le second groupe).	142
Tableau IV.4 : Récapitulatif des sites et des échantillons analysés : Abr. : Abréviation, LT : Longueur totale.	150
Tableau IV.5 : Fréquences d'occurrence (%O) et fréquences numériques (%N) des proies observées dans les estomacs de sardines analysés dans les différents sites.....	153
Tableau IV.6 : Résultats SIMPER, pourcentages de similarité intragroupe.....	157

Tableau IV.7 : Rapport du nombre de fils de couleurs sur le nombre total de fils, exprimé en pourcentage. 158

Tableau IV.8 : Récapitulatif des sites et des échantillons analysés : E (*E. encrasicolus*), S (*S. pilchardus*), LT : longueur totale. 164

Tableau IV.9 : La fréquence d'occurrence (%O), la fréquence numérique (%N) et l'indice d'importance relative (%IRI) de différentes proies trouvées dans les estomacs de l'anchois et de la sardine. 168

Tableau IV.10 : Indice (D) de Schoener et indice (O) de Morista-Horn calculés pour les sites étudiés. 172

Discussion

Figure D.1 : Carte représentant les principaux groupes d'anchois (*Engraulis encrasicolus*) identifiés à grande échelle à partir de l'analyse de forme des otolithes. A ; groupe de la Manche et mer du Nord, B ; groupe des régions nord-ouest de l'Afrique, C ; groupe du Maroc Nord Atlantique, golfe de Cadiz, sud de la mer d'Alboran et le bassin Algéro-provençal, D : groupe du Nord de la Méditerranée et les sous-groupes apparaissant à des échelles plus petites: E ; sous-groupe de l'Atlantique Nord-Ouest (Maroc et golfe de Cadiz), F ; sous-groupe du sud de la mer d'Alboran, G : sous-groupe du bassin Algéro-provençal, H : sous-groupe mer de Marmara et mer Égée, I : sous-groupe de mer Catalane et J : sous-groupe du golfe du Lion. 181

Figure D.2 : Carte représentant les différents groupes de sardines (*Sardina pilchardus*) identifiés à partir de l'analyse de la forme des otolithes. A ; groupe du nord de la Méditerranée et du golfe du Gabès, B ; groupe du Maroc Atlantique, sud mer d'Alboran, bassin Algéro-provençal, C ; groupe côtes Atlantiques européennes. 184

Références

Références

- Abad, R., Miquel, J., Iglesias, M., Alvarez, F., 1998. Acoustic estimation of abundance and distribution of sardine in the Northwestern Mediterranean. *Fisheries research* 34, 239-245.
- Adams, W.M., Aveling, R., Brockington, D., Dickson, B., Elliott, J., Hutton, J., Roe, D., Vira, B., Wolmer, W., 2004. Biodiversity Conservation and the Eradication of Poverty. *Science* 306, 1146-1149.
- Agostini, V.N., Bakun, A., 2002. " Ocean triads" in the Mediterranean Sea: physical mechanisms potentially structuring reproductive habitat suitability (with example application to European anchovy, *Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography* 11, 129-142.
- Agüera, A., Brophy, D., 2011. Use of sagittal otolith shape analysis to discriminate Northeast Atlantic and Western Mediterranean stocks of Atlantic saury, *Scomberesox saurus saurus* (Walbaum). *Fisheries Research* 110, 465-471.
- Alemaný, F., Alvarez, F., 1993. Growth differences among sardine(*Sardina pilchardus* Walb.) populations in Western Mediterranean. *Scientia Marina* 57, 229-234.
- Alexandrov, A.I., 1927. The anchovy of the Azov – Black Sea region, its origin and taxonomic designation. *Trudy Kerchenskoy Nauchnoy Rybnokhozyalstvennoy Stantsii* 1, 37-93
- Alheit, J., Roy, C., Kifani, S., 2009. Decadal-scale variability in populations. Chapter 5, in: Checkley, D., Alheit, J., Oozeki, Y., Roy, C. (Eds.), *Climate Change and Small Pelagic Fish*, Cambridge University Press pp. 64-87.
- Altuchov, J.P., 1974. *Fish Population Genetics*, Moscow.
- Amundsen, P.A., Gabler, H.M., Staldvik, F.J., 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* 48, 607-614.
- Anderson, M.J., 2005. *Permutational multivariate analysis of variance*. Department of Statistics, University of Auckland, Auckland.
- Andreu, B., 1969. Las branquiespinas en la caracterización de las poblaciones de *Sardina pilchardus* (Walb.). *Investigación Pesquera* 33, 425-607.
- Antonakakis, K., Giannoulaki, M., Machias, A., Somarakis, S., Sanchez, S., Ibaibarriaga, L., Uriarte, A., 2011. Assessment of the sardine (*Sardina pilchardus* Walbaum, 1792) fishery in the eastern Mediterranean basin (North Aegean Sea). *Mediterranean Marine Science* 12, 333-357.
- Arai, T., Limbong, D., Tsukamoto, K., 2000. Validation of otolith daily increments in the tropical eel *Anguilla celebesensis*. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 78, 1078-1084.
- Aristegui, J., A., X., Barton, E.D., Figueiras, F.G., S., Roy, C., Santos, A.M.P., 2006. Chapter 23. Oceanography and fisheries of the Canary Current/Iberian region of the eastern North

Atlantic, The Global Coastal Ocean. Interdisciplinary Regional Studies and Synthesis. Harvard University Press, pp. 877-931.

Arneri, E., Colella, S., Giannetti, G., 2001. Age determination and growth of turbot and brill in the Adriatic Sea: Reversal of the seasonal pattern of otolith zone formation. *Journal of Applied Ichthyology* 17, 256-261.

Arnone, R.A., Nero, R.W., Jech, J.M., De Palma, I., 1990. Acoustic imaging of biological and physical processes within Gulf Stream Meanders. *Eos, Transactions American Geophysical Union* 71, 982-982.

Assis, C.A., 2005. The utricular otoliths, lapilli, of teleosts: their morphology and relevance for species identification and systematic studies. *Scientia Marina* 69, 259-273.

Astudillo, A., 1986. The anchovy in the Bay of Biscay: recent data on the fishery. *ICES C.M. H*, 45.

Atarhouch, T., Rüber, L., Gonzalez, E.G., Albert, E.M., Rami, M., Dakkak, A., Zardoya, R., 2006. Signature of an early genetic bottleneck in a population of Moroccan sardines (*Sardina pilchardus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39, 373-383.

Bacha, M., 2009. Ichtyofaune de la région de Béjaia: étude de la biologie de l'anchois *Engraulis encrasicolus* croissance, régime alimentaire et reproduction. Université de Béjaia (Algérie) et Université du littoral (ULCO, France), p. 241.

Bacha, M., Amara, R., 2009. Spatial, temporal and ontogenetic variation in diet of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) on the Algerian coast (SW Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85, 257-264.

Bacha, M., Amara, R., 2012. Inter-cohort differences in growth, condition and feeding of juvenile anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Gulf of Bejaia (Algerian coast, SW Mediterranean): implications for recruitment success. *Fisheries Research* 129, 73–81.

Bacha, M., Jemaa, S., Hamitouche, A., Rabhi, K., Amara, R., 2014. Population structure of the European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the SW Mediterranean Sea, and the Atlantic Ocean: evidence from otolith shape analysis. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*.

Bacha, M., Moali, A., Benmansour, N.E., Brylinski, J.M., Mahe, K., Amara, R., 2010. Relationships between age, growth, diet and environmental parameters for anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Benisaf (SW Mediterranean, west Algerian coast). *Cybium* 34, 47–57.

Baibai, T., Oukhattar, L., Quinteiro, J., Mesfioui, A., Rey-Mendez, M., soukri, A., 2012. First global approach: morphological and biological variability in a genetically homogeneous population of the European pilchard, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) in the North Atlantic coast. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22, 63-80.

Bailey, M.C., Heath, M.R., 2001. Spatial variability in the growth rate of blue whiting (*Micromesistius poutassou*) larvae at the shelf edge west of the UK. *Fisheries Research* 50, 73–87.

- Bakun, A., 1996. Patterns in the ocean, Ocean processes and marine population dynamics. University of California Sea Grant, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, LaPaz, Baja California Sur, Mexico.
- Bakun, A., 2006. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity adaptive response and competitive advantage. *Scientia Marina* 70, 105–122.
- Baldwin, R., Banks, M., Jacobson, K., 2012. Integrating fish and parasite data as a holistic solution for identifying the elusive stock structure of Pacific sardines (*Sardinops sagax*). *Rev Fish Biol Fisheries* 22, 137-156.
- Balkis, N., 2003. Seasonal variations in the phytoplankton and nutrient dynamics in the neritic water of Büyükçekmece Bay, Sea of Marmara. *Journal of Plankton Research* 25, 703-717.
- Barange, M., Coetzee, J.C., Twatwa, N.M., 2005. Strategies of space occupation by anchovy and sardine in the southern Benguela: the role of stock size and intra-species competition. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 62, 645-654.
- Barnes, T., Rogers, P., Wolf, Y., Ferguson, G., Loisier, A., 2013. Preliminary assessment of movement and habitat use by mullet (*Argyrosomus japonicus*) in the Yalata Indigenous Protected Area along the Great Australian Bight Marine Park, South Australia (2012-2013) Interim report to the Natural Resources - Alinytjara Wilurara and Yalata Community Preliminary tagging report to AWNRM, p. 22.
- Basilone, G., Guisande, C., Patti, B., Mazzola, S., Cuttitta, A., Bonanno, A., Kallianiotis, A., 2004. Linking habitat conditions and growth in the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Research* 68, 9-19.
- Beare, D., Burns, F., Jones, E., Peach, K., Portilla, E., Greig, T., McKenzie, E., Reid, D., 2004. An increase in the abundance of anchovies and sardines in the north-western North Sea since 1995. *Global Change Biology* 10, 1209-1213.
- Beauchard, O., Berg, T., Bizsel, K.C., Bizsel, N., 2014. Ecosystem Overview of the European Regional Seas, <http://www.devotes-project.eu/>.
- Begg, G.A., Brown, R.W., 2000. Stock Identification of Haddock *Melanogrammus aeglefinus* on Georges Bank Based on Otolith Shape Analysis. *Transactions of the American Fisheries Society* 129, 935-945.
- Begg, G.A., Campana, S.E., Fowler, A.J., Suthers, I.M., 2005. Otolith research and application: current directions in innovation and implementation. *Marine and Freshwater Research* 56, 477-483.
- Begg, G.A., Friedland, K.D., Pearce, J.B., 1999. Stock identification and its role in stock assessment and fisheries management - an overview. *Fisheries Research* 43, 1–8.
- Begg, G.A., Keenan, C.P., Sellin, M.J., 1998. Genetic variation and stock structure of school mackerel and spotted mackerel in northern Australian waters. *J. Fish. Biol.* 52, 543-559.
- Begg, G.A., Waldman, J.R., 1999. An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research* 43, 35-44.

- Bellido, J.M., Pierce, G.J., Romero, J.L., Millán, M., 2000. Use of frequency analysis methods to estimate growth of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) in the Gulf of Cádiz (SW Spain). *Fisheries Research* 48, 107-115.
- Belvèse, H., 1991. Influence des facteurs hydroclimatiques sur la pêche marocaine de petits pélagiques côtiers, in: Cuy, P., Roy, C. (Eds.), *Pêcheries Ouest Africaines. Variabilité, Instabilité et Changement*. ORSTOM Paris, pp. 209-233.
- Bembo, D.G., Carvalho, G.R., Cingolani, N., Arneri, E., Giannetti, G., Pitcher, T.J., 1996a. Allozymic and morphometric evidence for two stocks of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in Adriatic waters. *Marine Biology* 126, 529-538.
- Bembo, D.G., Carvalho, G.R., Cingolani, N., Pitcher, T.J., 1996b. Electrophoretic analysis of stock structure in Northern Mediterranean anchovies, *Engraulis encrasicolus*. *ICES Journal of Marine Science* 53, 115-128.
- Bembo, D.G., Carvalho, G.R., Snow, M., Cingolani, N., Pitcher, T.J., 1995. Stock discrimination among European anchovies, *Engraulis encrasicolus*, by means of PCR-amplified mitochondrial DNA analysis. *Fishery Bulletin* 94, 31-40.
- Benzinou, A., Carbini, S., Nasreddine, K., Elleboode, R., Mahé, K., 2013. Discriminating stocks of striped red mullet (*Mullus surmuletus*) in the Northwest European seas using three automatic shape classification methods. *Fisheries Research* 143, 153-160.
- Béthoux, J.P., 1979. Budgets of the Mediterranean Sea, their dependence on the local climate and on the characteristics of the Atlantic Waters. *Océanol* 2, 157-163.
- Beverton, R.J.H., 1963. Maturation, growth and mortality of Clupeid and Engraulid stocks in relation to fishing. *Rapports et Proces-Verbaux des Reunions (CIEM)* 154, 44-67.
- Blaxter, J.H.S., Hunter, J.R., 1982. The biology of the clupeoid fishes. *Advances in Marine Biology* 20, 1-223.
- Boddeke, R., Vingerhoed, B., 1996. The anchovy returns to the Wadden Sea. *ICES Journal Marine Science* 53, 1003-1007.
- Bode, A., Alvarez-Ossorio, M.T., Carrera, P., Lorenzo, J., 2004. Reconstruction of trophic pathways between plankton and the North Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) using stable isotopes. *Scientia Marina* 68, 165-178.
- Bode, A., Carrera, P., Lens, S., 2003. The pelagic foodweb in the upwelling ecosystem of Galicia (NW Spain) during spring: natural abundance of stable carbon and nitrogen isotopes. *ICES Journal of Marine Sciences* 60, 11-22.
- Boerger, B.H., Åshild, N., Anders, V., Rachel, E., Angela, H., 2012. Sociological factors in Reefs-Santa Cruz language vitality: A 40 year retrospective. *International Journal of the Sociology of Language* 214, 111-152.
- Boerger, C.M., Lattin, G.L., Moore, S.L., Moore, C.J., 2010. Plastic ingestion by planktivorous fishes in the North Pacific Central Gyre. *Marine Pollution Bulletin* 60, 2275-2278.

- Bolles, K.L., Begg, G.A., 2000. Distinction between silver hake (*Merluccius bilinearis*) stocks in U.S. waters of the northern Atlantic based on whole otolith morphometrics. *Fisheries Bulletin* 98.
- Borme, D., Tirelli, V., Brandt, S., Fonda Umani, S., Arneri, E., 2009. Diet of *Engraulis encrasicolus* in the northern Adriatic Sea (Mediterranean): ontogenetic changes and feeding selectivity. *Marine Ecology Progress Series* 392, 193-209.
- Borrell, Y.J., Piñera, J.A., Sánchez Prado, J.A., Blanco, G., 2012. Mitochondrial DNA and microsatellite genetic differentiation in the European anchovy *Engraulis encrasicolus* L. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 69, 1357-1371.
- Borsa, P., 2002. A llozyme, mitochondrial-DNA, and morphometric variability indicate cryptic species of anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Biological Journal of the Linnean Society* 75, 261-269.
- Borsa, P., Blanquer, A., Berrebi, P., 1997a. Genetic structure of the flounders *Platichthys flesus* and *P. stellatus* at different geographic scales. *Marine Biology* 129, 233-246.
- Borsa, P., Collet, A., Durand, J.D., 2004. Nuclear-DNA markers confirm the presence of two anchovy species in the Mediterranean. *C.R. Biol.* 327, 1113-1123.
- Borsa, P., Naciri, M., Bahri, L., Chikhi, L., Garcia de Leon, F.J., Kotoulas, G., Bonhomme, F., 1997b. Zoogéographie infra-spécifique de la mer Méditerranée : Analyse des données génétiques populationnelles sur seize espèces atlanto-méditerranéennes (Poissons et Invertébrés). *Vie Et Milieu-Life and Environment* 47, 295-305.
- Bouchenak-Khelladi, Y., Durand, J.D., Magoulas, A., Borsa, P., 2008. Geographic structure of European anchovy: a nuclear-DNA study. *Journal of Sea Research* 59, 269-278.
- Boucher, J., Ibanez, F., Prieur, L., 1987. Daily and seasonal variations in the spatial distribution of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea. *Front. Journal of Marine Research* 45, 133-173.
- Bradbury, I.R., Hubert, S., Higgins, B., Borza, T., Bowman, S., Paterson, I.G., Snelgrove, P.V.R., Morris, C.J., Gregory, R.S., Hardie, D.C., Hutchings, J.A., Ruzzante, D.E., Taggart, C.T., Bentzen, P., 2010. Parallel adaptive evolution of Atlantic cod on both sides of the Atlantic Ocean in response to temperature. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences* 277.
- Bulgakova, Y.U., 1993. Daily feeding dynamics of the Black Sea anchovy, *Engraulis encrasicolus*. *Journal of Ichthyology* 33, 78-88.
- Buonaccorsi, V.P., Reece, K.S., Morgan, L.W., Graves, J.E., 1999. Geographic distribution of molecular variance within the blue marlin (*Makaira nigricans*): A hierarchical analysis of allozyme, single-copy nuclear DNA, and mitochondrial DNA markers. *Evolution* 53, 568-579.
- Burke, N., Brophy, D., King, P.A., 2008. Otolith shape analysis: its application for discriminating between stocks of Irish Sea and Celtic Sea herring (*Clupea harengus*) in the Irish Sea. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 65, 1670-1675.

- Cadrin, S.X., 2000. Yellowtail flounder. In Status of the Fishery Resources off the Northeastern United States, S.H. Clark, 2000 January ed. NOAA Tech. Mem. NMFS-NE-115 updated online, <http://www.nefsc.nmfs.gov/sos/spsyn/fldrs/yellotail/>.
- Cadrin, S.X., Friedland, K.D., Waldman, J.R., 2005. Stock identification methods: applications in Fishery Science, in: Academic Press, L. (Ed.), Amsterdam, p. 719.
- Cadrin, S.X., Kerr, L.A., Mariani, S., 2013. Stock identification methods: applications in fishery science. Academic Press.
- Campana, S.E., 1999. Chemistry and composition of fish otoliths : pathways, mechanisms and applications. Marine Ecology-Progress Series 188, 263-297.
- Campana, S.E., Casselman, J.M., 1993. Stock Discrimination Using Otolith Shape Analysis. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 50, 1062-1083.
- Campana, S.E., Neilson, J.D., 1985. Microstructure of Fish Otoliths. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42, 1014-1032.
- Campana, S.E., Thorrold, S.R., 2001. Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? . Canadian journal Fisheries and aquatic sciences 58, 30–38.
- Cañas, L., Stransky, C., Schlickeisen, J., Sampedro, M.P., Fariña, A.C., 2012. Use of the otolith shape analysis in stock identification of anglerfish (*Lophius piscatorius*) in the Northeast Atlantic. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil.
- Cardinale, M., Doering-Arjes, P., Kastowsky, M., Mosegaard, H., 2004. Effects of sex, stock, and environment on the shape of known-age Atlantic cod (*Gadus morhua*) otoliths. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 61, 158-167.
- Carrera, P., Porteiro, C., 2003. Stock dynamic of the Iberian sardine (*Sardina pilchardus*, W.) and its implication on the fishery off Galicia (NW Spain). Scientia Marina 67, 245-258.
- Carvalho, G.R., Bembo, D.G., Carone, A., Giesbrecht, G., Cingolani, N., Pitcher, T.J., 1994. Stock discrimination in relation to the assessment of Adriatic anchovy and sardine fisheries, Final Project Report to the Commission of the European Communities, EC XIV-1/MED/91001/A.
- Carvalho, G.R., Hauser, L., 1994. Molecular genetics and the stock concept in fisheries. Rev Fish Biol Fisheries 4, 326-350.
- Castonguay, M., Simard, P., Gagnon, P., 1991. Usefulness of Fourier analysis of otolith shape for Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) stock discrimination. Canadian journal Fisheries and aquatic sciences 48, 296-302.
- Catalán, I.A., Folkvord, A., Palomera, I., Quílez-Badía, G., Kallianoti, F., Tselepides, A., Kallianotis, A., 2010. Growth and feeding patterns of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Aegean Sea (NE Mediterranean). Estuarine, Coastal and Shelf Science 86, 299-312.

- Catalán, I.A., Macías, D., Solé, J., Ospina-Alvarez, A., Ruíz, J., 2013. Stay off the motorway: resolving the pre-recruitment life history dynamics of the European anchovy in the SW Mediterranean through a spatially-explicit individual-based model (SEIBM). *Progress in Oceanography* 111, 140-153.
- Catalan, J., Barbieri, M.G., Bartumeus, F., BitusiK, P., Botev, I., Brancelj, A., Manca, M., Marchetto, A., Ognjanova-Rumenova, N., Pla, S., Rieradevall, M., Sorvari, S., Stefkova, E., Stuchllik, E., Ventura, M., 2009. Ecological thresholds in European alpine lakes. *Freshwater Biology* 54, 2494-2517.
- Cendrero, O., 2002. Sardine and anchovy crises in northern Spain: natural variations or an effect of human activities? . *ICES Mar. Symp.* 215, 279-285.
- CGPM, 2011. Commission générale des pêches pour la méditerranée, Rapport de la trente-cinquieme session, Rome.
- CGPM, 2012a. 36th Session, General Fisheries Commission for the Mediterranean Marrakech, Morocco, 14-19 May
- CGPM, 2012b. FAO Fisheries and Aquaculture, GFCM Report. FAO, Rome, p. 164.
- CGPM, 2013. Compendium of GFCM decisions Recommendations and Resolutions of the last nine years (2005-2013).
- CGPM, 2014a. Report of the Working Group on Stock Assessment of Small Pelagic species (WGSASP), Bar, Montenegro (28 January – 1 February).
- CGPM, 2014b. Structure minimum proposée pour la gestion des pêches relative à des études de cas choisies en Méditerranée (mer d'Alboran, détroit de Sicile, Méditerranée centrale et orientale). Report of the comité scientifique consultative, . Saint Julien (Malte), 17–20 mars 2014. CGPM:CSC16/2014/5.
- Chairi, H., Idaomar, M., Rebordinos, L., 2007. Mitochondrial DNA analysis of the European Anchovy in the Southern Mediterranean and Northern Atlantic Coasts. *Journal of Fisheries and Aquatic Science* 2, 206-215.
- Champalbert, G., 1996. Characteristics of zooplankton standing stock and communities in the Western Mediterranean Sea: Relations to hydrology. *Scientia Marina* 60, 97-113.
- Chavez, F.P., Ryan, J., Lluch-Cota, S.E., Ñiquen, N., 2003. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* 299, 217-221.
- Checkley, D., 2009. *Climate Change and Small Pelagic Fish*. Cambridge University Press, , Cambridge.
- Checkley, D.M., Dickson, A.G., Takahashi, M., Radich, J.A., Eisenkolb, N., Asch, R., 2009. Elevated CO2 enhances otolith growth in young fish. *Science* 324, 1683.
- Chlaida, M., Ettahiri, O., Planes, S., Jaziri, H., Kifani, S., Ben cherifi, S., 2008. Relationship between genetic structure and ichthyologic aspect on *Sardina pilchardus* populations in the north western Africa coasts (poster session), Eastern Boundary Upwelling Ecosystems

Symposium integrative and comparative approaches, Las Palmas de Gran Canaria, Canary Islands, Spain.

Chlaida, M., Kifani, S., Lenfant, P., Ouragh, L., 2006. First approach for the identification of sardine populations *Sardina pilchardus* (Walbaum 1792) in the Moroccan Atlantic by allozymes. *Marine Biology* 149, 169-175.

Chlaida, M., Laurent, V., Kifani, S., Benazzou, T., Jaziri, H., Planes, S., 2009. Evidence of a genetic cline for *Sardina pilchardus* along the Northwest African coast. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 66, 264-271.

Chouvelon, T., Caurant, F., Cherel, Y., Simon-Bouhet, B., Spitz, J., Bustamante, P., 2014. Species- and size-related patterns in stable isotopes and mercury concentrations in fish help refine marine ecosystem indicators and provide evidence for distinct management units for hake in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 71, 1073–1087.

CIEM, 2005. Report of the study on Post-Equization of State Owned Enterprises. CIEM, Hanoi.

CIEM, 2006. Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management, Advisory Committee on the Marine Environment and Advisory Committee on Ecosystem, ICES Advice, p. 119.

CIEM, 2013. Conférence Internationale Energie Environnement, Roumanie.

CIEM, 2014. La Conférence scientifique annuelle du CIEM, La corona, Espagne.

Claustre, H., Kerhervé, P., Marty, J.C., Prieur, L., Videau, C., Hecq, J.H., 1994. Phytoplankton dynamics associated with a geostrophic front: ecological and biogeochemical implications. *Journal of Marine Research* 52, 711-742.

Coll, M., Santojanni, A., Palomera, I., Arneri, E., 2009. Food-web changes in the Adriatic Sea over the last three decades. *Marine Ecology Progress Series* 381, 17-37.

Collignon, A., Hecq, J.-H., Glagani, F., Voisin, P., Collard, F., Goffart, A., 2012. Neustonic microplastic and zooplankton in the North Western Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin* 64, 861-864.

Correia, A.T., Barros, F., Sial, A.N., 2011. Stock discrimination of European conger eel (*Conger conger* L.) using otolith stable isotope ratios. *Fisheries Research* 108, 88-94.

Cortés, E., 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian journal fisheries aquatic science* 54, 726-738.

Costalago, D., Navarro, J., Ivarez-Calleja, I., Palomera, I., 2012. Ontogenetic and seasonal changes in the feeding habits and trophic levels of two small pelagic fish species. *Marine Ecology Progress Series* 460, 169-181.

Costalago, D., Palomera, I., 2014. Feeding of European pilchard (*Sardina pilchardus*) in the northwestern Mediterranean: from late larvae to adults *Scientia Marina* 78, 41-54.

- Costalago, D., Palomera, I., Tirelli, V., 2014. Seasonal comparison of the diets of juvenile European anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardina pilchardus* in the Gulf of Lions. *Journal of Sea Research* 89, 64-72.
- Coste, B., Gostan, J., Minas, H.J., 1972. Influence des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Méditerranée nord-occidentale. I. Structures hydrologiques et distribution des sels nutritifs. *Marine Biology* 16, 320-348.
- Costello, M.J., 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology* 36, 261-263.
- Côté, G., Lamoureux, P., Boulva, J., Lacrois, G., 1980. Séparation des populations de harengs de l'Atlantique (*Clupea harengus*) de l'estuaire de Saint-Laurent et de la péninsule gaspésienne. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37, 66-71.
- Crampton, J.S., 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves, practical considerations. *Lethaia* 28, 179-186.
- Cunha, M.E., Garrido, S., Pissarra, J., 2005. The use of stomach fullness and colour indices to assess *Sardina pilchardus* feeding. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85, 425-431.
- Cunningham, J.T., 1990. Anchovies in the English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 1, 328-339.
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R.J.M., Jarre, A., Quiñones, R.A., Shannon, L.J., Verheye, H.M., 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 57, 603-618.
- Daget, J., Le Guen, J.C., 1975. Dynamique des populations exploitée de poisson et Problèmes d'écologie : La démographie des populations de vertébrés. La motte et Bourlière, Masson, Paris, 395-443.
- De Casamajor, M.N., Lecomte Finiger, R., Prouzet, P., 2001. Passé larvaire des civelles, *Anguilla anguilla* (Linne, 1758) en migration en zones côtière et estuarienne (Adour, golfe de Gascogne) à partir de l'examen des otolithes. 324, 1011-1019.
- De Pontual, H., Bertignac, M., Battaglia, A., Bavouzet, G., Moguedet, P., A.L., G., 2003. A pilottagging experiment on European hake (*Merluccius merluccius*): methodology and preliminary results. *ICES Journal of Marine Science* 60, 1318-1327.
- De Vries, D.A., Grimes, C.B., Prager, M.H., 2002. Using otolith shape analysis to distinguish eastern Gulf of Mexico and Atlantic Ocean stocks of king mackerel. *Fisheries Research* 57, 51-62.
- Degens, E.T., Ross, D.A., 1969. Hot Brines and Recent Heavy Metal Deposits in the Red Sea: A Geochemical and Geophysical Account. Springer-Verlag, New York, USA.
- Demirhindi, U., 1961. Nutrition of the sardine (*Sardina pilchardus* Walb.), Technical Paper. GFCM pp. 253-259.

- Dogiel, V.A., Bychovsky, B.E., 1939. Parasites of fishes of the Caspian Sea (in Russian). Trudy Kompleksnoi Izucheniya Kaspiiskogo Morya 7, 1-150.
- Dorel, D., 1986. Poissons de l'Atlantique nord-est relations taille-poids, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer.
- Draganik, B., Wyszynski, M., 2004. The European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Baltic Sea. Bulletin of the Sea Fisheries Institute, Gdynia 162, 53-58.
- Duhamel, E., Masset, J., 2004. Anchois commun (*Engraulis encrasicolus*) : Stock du golfe de Gascogne (Divisions VIIIab du CIEM). IFREMER (Eds.), Fiche Espèce, juin 2004, 4.
- Dulčić, J., 1997. Growth of anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.), larvae in the Northern Adriatic Sea. Fisheries Research 31, 189-195.
- Elliott, M., Hemingway, K., 2002. Fishes in estuaries. Blackwell Science, London.
- Elliott, N.G., Haskard, K., Koslow, J.A., 1995. Morphometric analysis of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) off the continental slope of southern Australia. Journal of Fish Biology 46, 202-220.
- Endler, J.A., 1986. Natural selection in the wild. Princeton.
- Espinoza, M., 2008. Stomach content analyses of the threadfin anglerfish *Lophiodon spilurus* (Lophiiformes: Lophiidae) associated with deepwater shrimp fisheries from the central Pacific of Costa Rica. Revista de Biología Tropical 56, 1959-1970.
- Estrada, M., Vives, F., Alcaraz, M., 1985a. Life and productivity in the open sea. In R. Margalef (ed.) The Western Mediterranean. . 148-159.
- Estrada, M., Vives, F., Alcaraz, M., 1985b. Life and productivity in the open sea. In R. Margalef (ed.) The Western Mediterranean. , in: Press, L.P. (Ed.), pp. 148-159.
- Fadhlaoui-Zid, K., Oueslati, S., Abdallah, L.B., Jarboui, O., 2010. Mitochondrial DNA Sequence Variation In Tunisia Sardine (*Sardina Pilchardus*) Stocks. Rapport Commission international pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée 39.
- Fage, L., 1920a. Engraulidae, Clupeidae, Report on the Danish Oceanographical Expeditions 1908-1919 to the Mediterranean and adjacent seas, pp. 1-136.
- Fage, L., 1920b. Rapport sur la sardine. Notes et mémoires 1.
- FAO-GFCM, 2011. Report of the Working Group on Stock Assessment of Small Pelagic Species, Chania, Crete (Greece) 24-29 October 2011.
- FAO, 1985. Rapport de la troisième réunion du groupe de travail ad hoc sur *Sardina pilchardus* Walbaum, Rome.
- FAO, 1999. Division des ressources halieutiques et Division des politiques et de la planification de la pêche. Aménagement des pêcheries, FAO Directives techniques pour une pêche responsable, Rome, p. 91.

- FAO, 2005. Review of the state of world marine fishery resources., FAO Fisheries Technical Paper. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy, p. 457.
- FAO, 2007. The state of world fisheries and aquaculture 2006, Food and agriculture organization of the united nations, Rome.
- FAO, 2008. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2008, <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/011/i0250f/i0250f00.pdf>.
- FAO, 2011. FAO yearbook, Fishery and Aquaculture Statistics 2009. FAO, Roma.
- FAO, 2012. The State of World Fisheries and Aquaculture, Food and Agriculture Organization, Rome.
- FAO, 2013. FAO Fisheries Department. Fishery Information. Data and Statistics Unit.. Data were obtained using "Fishstat plus": universal software for fishery statistical time series Version 2.3. 2000.
- FAO, 2014. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture, Organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture, Rome.
- Faria, J.J., Codling, E.A., Dyer, J.R.G., Trillmich, F., Krause, J., 2009. Navigation in human crowds; testing the many-wrongs principle. *Animal Behaviour* 78, 587-591.
- Faye, P., Courcoux, P., Qannari, E.M., Giboreau, A., 2011. Méthodes de traitement statistique des données issues d'une épreuve de tri libre. *Modulad* 43, 1-24.
- Ferguson, G., Warda, T.M., Gillandersb, B.M., 2011a. Otolith shape and elemental composition: Complementary tools for stock discrimination of mullet (*Argyrosomus japonicus*) in southern Australia. *Fisheries Research* 110, 75–83.
- Ferguson, G., Warda, T.M., Gillandersb, B.M., 2011b. Otolith shape and elemental composition: Complementary tools for stock discrimination of mullet (*Argyrosomus japonicus*) in southern Australia. *Fisheries Research* 110, 75–83.
- Figueiredo, I.V., Santos, A.M., 1988. On sexual maturation, condition factor and gonosomatic index of *Sardina pilchardus* Walb. ICES-CM-1988, Portugal (1986/1987), p. 70.
- Fonteneau, 1995. Pélagiques hauturiers de Méditerranée : pêche, recherche et gestion des ressources Situation actuelle et perspectives La pêche maritime (mai-juin 1995).
- Fox, C.J., Folkvord, A., Geffen, A.J., 2003. Otolith micro-increment formation in herring *Clupea harengus* larvae in relation to growth rate. *Marine Ecology Progress Series* 264, 83–94.
- Frangoulis, C., Psarra, S., Zervakis, V., Meador, T., Mara, P., Gogou, A., Zervoudaki, S., Giannakourou, A., Pitta, P., Lagaria, A., Krasakopoulou, E., Siokou-Frangou, I., 2010. Connecting export fluxes to plankton food-web efficiency in the Black Sea waters inflowing into the Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research* 32, 1203-1216.

- Franks, P.J.S., 1992. Phytoplankton blooms at fronts: patterns, scales and physical forcing mechanisms. *Reviews in Aquatic Sciences* 6, 121-137.
- Friedrich, L.A., Halden, N.M., 2011. Determining exposure history of northern pike and walleye to tailings effluence using trace metal uptake in otoliths. *Environmental Science and Technology* 44, 1551-1558.
- Fu, C., Gaichas, S., Link, S.J., Bundy, A., Boldt, L.J., Cook, M.A., Gamble, R., Utne, K.R., Liu, H., Friedland, D.K., 2012. Relative importance of fisheries, trophodynamic and environmental drivers in a series of marine ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 459.
- Furnestin, J., 1943. Note préliminaire sur l'anchois *Engraulis encrassicholus* L. du Golfe de Gascogne *Revue des Travaux de l'Office Scientifique et Technique des Pêches Maritimes* 13, 197-209.
- Gagliano, M., McCormick, M.I., 2004. Feeding history influences otolith shape in tropical fish. *Marine Ecology Progress Series* 278, 291-296.
- Galarza, J.A., Carreras-Carbonell, J., MacPherson, E., Pascual, M., Roques, S., Turner, G.F., Rico, C., 2009. The influence of oceanographic fronts and early life-history traits on connectivity among littoral fish species, Report on the Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, pp. 1473-1478.
- Gallego, A., Heath, M.R., Basford, D.J., MacKenzie, B.R., 1999. Variability in growth rates of larval haddock in the northern North Sea. *Fisheries Oceanography* 8, 77-92.
- Ganias, K., 2014. *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*. CRC Press.
- Ganias, K., Somarakis, S., Koutsikopoulos, C., Machias, A., Theodorou, A., 2003. Ovarian atresia in the Mediterranean sardine, *Sardina pilchardus sardina*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83, 1327-1332.
- Garcia-Ladona, E., Tintoré, J., Pinot, J.M., Font, J., Manriquez, M., 1994. Surface circulations and dynamics of the Balearic sea. Seasonal and Interannual Variability of the Western Mediterranean sea, 73-91.
- García -Lafuente, J., Vargas, J.M., Cano, N., Sarhan, T., Plaza, F., Vargas, M., 1998. Observaciones de corriente en la estación 'N' en el Estrecho de Gibraltar desde Octubre de 1995 a Mayo de 1996, Report on the Informes Técnicos, Instituto Español de Oceanografía, p. 46.
- Garcia, A., Palomera, I., 1996. Anchovy early life history and its relation to its surrounding environment in the western Mediterranean basin. *Scientia Marina* 60 (Supplement 2), 155-166.
- Garrido, S., Ben-Hamadou, R., Oliveira, P.B., Cunha, M.E., ChÃcharo, M.A., van der Lingen, C.D., 2008. Diet and feeding intensity of sardine *Sardina pilchardus*: correlation with satellite-derived chlorophyll data. *Marine Ecology Progress Series* 354, 245-256.
- Garrido, S., Marçalo, A., Zwolinski, J., van der Lingen, C.D., 2007. Laboratory investigations on the effect of prey size and concentration on the feeding behaviour of *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Series* 330, 189-199.

- Gauldie, R.W., 1988. Function, form and time-keeping properties of fish otoliths. *Comparative Biochemistry and Physiology* 91A, 395-402.
- Gauldie, R.W., Crampton, J.S., 2002. An eco-morphological explanation of individual variability in the shape of the fish otolith: comparison of the otolith of *Hoplostethus atlanticus* with other species by depth. *Journal of Fish Biology* 60, 1204–1221.
- GFCM, 2006. Commission générale des pêches pour la méditerranée, Trentième Session, Istanbul, Turquie, 24-27 janvier 2006, aménagement des pêcheries méditerranéennes.
- GFCM, 2011. Report of the SCSA Working Group on stock Assessment of small pelagic species, (Campobello di Mazara, Italy, 1–6 November 2010). GFCM: SAC13/2011/Inf.21.
- GFCM, 2014. Structure minimum proposée pour la gestion des pêches relative à des études de cas choisies en Méditerranée (mer d'Alboran, détroit de Sicile, Méditerranée centrale et orientale). Report of the comité scientifique consultative, . Saint Julien (Malte), 17–20 mars 2014. CGPM:CSC16/2014/5.
- GFCM, G.F.C.f.t.M., 2012a. 36th Session, General Fisheries Commission for the Mediterranean Marrakech, Morocco, 14-19 May
- GFCM, G.F.C.f.t.M., 2012b. FAO Fisheries and Aquaculture, GFCM Report. FAO, Rome, p. 164.
- Giannoulaki, M., Pyrounaki, M.M., Liorzou, B., Leonori, I., Valavanis, V.D., Tsagarakis, K., Bigot, J.L., Roos, D., De Felice, A., Campanella, F., Somarakis, S., Arneri, E., Machias, A., 2011. Habitat suitability modelling for sardine juveniles (*Sardina pilchardus*) in the Mediterranean Sea. *Fisheries Oceanography* 20, 367-382.
- Giardina, C.R., Kuhl, F.P., 1997. Accuracy of curve approximation by harmonically related vectors with elliptical loci. *Comput Graph Image Process* 6, 277-285.
- Gómez-Larrañeta, M., 1960. Synopsis of biological data on *Sardina pilchardus* of the Mediterranean and adjacent seas. . FAO Fisheries Synopsis, 137–173.
- Gonzalez-Salas, C., Lenfant, P., 2007. Interannual variability and intraannual stability of the otolith shape in European anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology* 70, 35-49.
- Gonzalez, E.G., Zardoya, R., 2007. Relative role of life-history traits and historical factors in shaping genetic population structure of sardines (*Sardina pilchardus*). *BMC evolutionary biology* 7, 197.
- Grant, W.S., 2005. A second look at mitochondrial DNA variability in European anchovy (*Engraulis encrasicolus*): assessing models of population structure and the Black Sea isolation hypothesis. *Genetica* 125, 293-309.
- Grasse, P.P., 1958. L'oreille et ses annexes. Dans : *Traité de zoologie : anatomie, systématique, biologie. Agnathes et Poissons : anatomie, éthologie, systématique*. Tome X^m (2), 1061-1098.

- Graves, J.E., 1998. Molecular insights into the population structures of cosmopolitan marine fishes. *Journal of Heredity* 89, 427-437.
- Halden, N.M., Friedrich, L.A., 2008. Trace-element distributions in fish otoliths: Natural markers of life histories, environmental conditions and exposure to tailings effluence. *Mineralogical Magazine* 72, 593-605.
- Hauser, L., Ward, R., 1998. Population identification in pelagic fish: the limits of molecular markers, in: GR, C. (Ed.), *Advances in Molecular Ecology*, Ios Press, Amsterdam, pp. 191–224.
- Hecq, J.H., 1976. Cycle annuel du zooplankton à Boulogne-sur-mer : l'holoplancton. *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège* 9-10, 443-457.
- Heincke, F., 1898. *Naturgeschichte des Herings*. HELCOM 2007 2 1–128.
- Heino, J., 2013. The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological Reviews* 88, 166-178.
- Herrington, W.C., Bearse, H.M., Firth, F.E., 1939. Observations on the life history, occurrence and distribution of the redfish parasite *Sphyrion lumpi*, United States Bureau of Fisheries Special Report, pp. 1-18.
- Hilborn, R., Quinn, T.P., Schindler, D.E., Rogers, D.E., 2003. Biocomplexity and fisheries sustainability. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100, 6564-6568.
- Hopkins, T.S., 1985. Physics of the sea, in: Margalef, R. (Ed.), *Key Environments: Western Mediterranean*. Pergamon Press, Oxford, pp. 100–125.
- Horn, H.S., 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. *The American Naturalist* 100, 419-423.
- Hüssy, K., 2008. Otolith shape in juvenile cod (*Gadus morhua*): Ontogenetic and environmental effects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 364, 35–41.
- Hyslop, E.J., 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17, 411-429.
- ICES, 2006. Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy (WGMHSA), ACFM, p. 615.
- ICES, 2009. Report of the Working Group on Anchovy and Sardine, ICES Document Conference and Meeting, p. 13.
- ICES, 2013. Report of the Workshop to Evaluate the Management Plan for Iberian Sardine (WKSardineMP), 4-7 June 2013, Lisbon, Portugal. . ICES CM 2013/ACOM:62., 8468 pp.
- Ignatiades, L., Psarra, S., Zervakis, V., Pagou, K., Souvermezoglou, E., Assimakopoulou, G., Gotsis-Skretas, O., 2002. Phytoplankton size-based dynamics in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Journal of Marine Systems* 36, 11-28.

- Ihssen, P.E., Booke, H.E., Casselman, J.M., McGlade, J.M., Payne, N.R., Utter, F.M., 1981. Stock Identification: Materials and Methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38, 1838-1855.
- Incarbona, A., Sprovieri, M., Di Stefano, A., Di Stefano, E., Salvagio Manta, D., Pelosi, N., Ribera d'Alcalà, M., Sprovieri, R., Ziveri, P., 2013. Productivity modes in the Mediterranean Sea during Dansgaard–Oeschger (20,000–70,000) oscillations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 392, 128-137.
- Isinbilir, M., Yilmaz, I.N., Pirano, S., 2009. New contributions to the jellyfish fauna in the Marmara Sea. *Italian Journal of Zoology* 77, 179-185.
- Iverson, R.L., 1990. Control of marine fish production. *Limnology and Oceanography* 35, 1593-1604.
- Iwata, H., Ukai, Y., 2002. SHAPE: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity* 93, 384-385.
- Jacques, G., Tréguer, P., 1986. *E cosystèmes pélagiques marins*, Collection d'écologie, Masson.
- Jemaa, S., Bacha, M., Khalaf, G., Dessailly, D., Rabhi, K., Amara, R., 2014. What can otolith shape analysis tell us about population structure of the European sardine, *Sardina pilchardus*, from Atlantic and Mediterranean waters? *Sea research*, Submitted.
- Jennings, S., Kaiser, M.J., Reynolds, J.D., 2001. *Marine Fisheries Ecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Iverson, R.L., 1990. Control of marine fish production. *Limnology and Oceanography* 35, 1593-1604.
- Karachle, P.K., Stergiou, K.I., 2013. Feeding and ecomorphology of three clupeoids in the N Aegean Sea.
- Karahan, A., Borsa, P., Gucu, A.C., Kandemir, I., Ozkan, E., Orek, Y.A., Acan, S.C., Koban, E., Togan, I., 2014. Geometric morphometrics, Fourier analysis of otolith shape, and nuclear-DNA markers distinguish two anchovy species (*Engraulis* spp.) in the Eastern Mediterranean Sea. *Fisheries Research* 159, 45-55.
- Kasapidis, P., 2014. *Phylogeography and Population Genetics. Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*, 43; ISSN 1482228548
- Kasapidis, P., Boyer, F., Christidis, A., Kristoffersen, J.B., Oulas, A., Nikolioudakis, N., Fric, J., 2013. Using next-generation sequencing technologies to assess the diet of the Mediterranean shag (*Phalacrocorax aristotelis*) and implication of these technologies for high-throughput study and monitoring of marine biodiversity., *Institute of Marine Biology, Biotechnology and Aquaculture*.
- Kasapidis, P., Silva, A., Zampicinini, G., Magoulas, A., 2011. Evidence for microsatellite hitchhiking selection in European sardine (*Sardina pilchardus*) and implications in inferring stock structure. *Scientia Marina* 76, 123-132.
- Katara, I., Pierce, G.J., Illian, J., Scott, B.E., 2011. Environmental drivers of the anchovy/sardine complex in the Eastern Mediterranean. *Hydrobiologia* 670, 49-65.

- Keating, J.P., Brophy, D., Officer, R.A., Mullins, E., 2014. Otolith shape analysis of blue whiting suggests a complex stock structure at their spawning grounds in the Northeast Atlantic. *Fisheries Research* 157, 1-6.
- Keskin, E., Atar, H.H., 2012. Molecular identification of fish species from surimi-based products labeled as Alaskan pollock. *Journal of Applied Ichthyology* 28, 811-814.
- Khemiri, S., Gaamour, A., 2009. Relation taille –masse, condition relative et cycle sexuel des anchois et des sardines des cotes Tunisiennes. *Bulletin de l'Institut National des Sciences et Technologies de la Mer* 36, 45-57.
- Kristoffersen, J.B., Magoulas, A., 2008. Population structure of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. in the Mediterranean Sea inferred from multiple methods. *Fisheries Research* 91, 187-195.
- Krom, M., Kress, N., Brenner, S., 1991. Phosphorous limitation of primary productivity in the eastern Mediterranean Sea. *Limnology Oceanography* 36, 424-432.
- Kuhl, F.P., Giardina, C.R., 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing* 18, 236-258.
- L'Abée-Lund, J.H., 1988. Otolith shape discriminates between juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology* 33, 899-903.
- Larink, O., Westheide, W., 2011. Coastal Plankton photo guide for European seas, 2nd edition, München, Germany.
- Lasker, R., 1989. Les déterminants du recrutement, in: Troadec, J.P. (Ed.), *L'homme et les ressources halieutiques*, Ifremer, Brest., pp. 189–222.
- Laurec, A., Le Guen, J.C., 1981. Dynamique des populations marines exploitées, Tome 1, Concepts et modèles. CNEXO/ Centre Océanologique de Bretagne. Documentation.
- Laurent, V., 2005. Description de la structure génétique des populations de sardines européennes, *Sardina pilchardus*, dans un contexte d'évolution de l'espèce. Université de Perpignan et de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, p. 218.
- Laurent, V., Magoulas, A., Caneco, B., Planes, S., 2007. Isolation by distance and selection effects on genetic structure of sardine *Sardina pilchardus* Walbaum. *Journal of Fish Biology* 71, 1–17.
- Laurent, V., Planes, S., 2007. Effective population size estimation on *Sardina pilchardus* in the Bay of Biscay using a temporal genetic approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 90, 591-602.
- Laurent, V., Voisin, M., Planes, S., 2006. Genetic clines in the Bay of Biscay provide estimates of migration for *Sardina pilchardus*. *Journal of Heredity* 97, 81–88.
- Lavoué, S., Miya, M., Saitoh, K., Ishiguro, N.B., Nishida, M., 2007. Phylogenetic relationships among anchovies, sardines, herrings and their relatives (Clupeiformes), inferred from whole mitogenome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43, 1096-1105.

- Lee, J.Y., 1962. Notes biométriques sur le sprat du golfe du lion (*Clupea Sprattus* Linné), Revue des travaux de l'Institut des Pêches Maritimes, <http://archimer.ifremer/doc/00000/4127/> pp. 185-188.
- Lévêque, C., 2001. Ecologie. Dunod, Paris.
- Levi, D., Andreoli, M.G., Arneri, E., Giannetti, G., Rizzo, P., 1994. Otolith reading as a tool for stock identification. *Fisheries Research* 20, 97-107.
- Limborg, M.T., Hanel, R., Debes, P.V., Ring, A.K., André, C., Tsigenopoulos, C.S., Bekkevold, D., 2012. Imprints from genetic drift and mutation imply relative divergence times across marine transition zones in a pan-European small pelagic fish (*Sprattus sprattus*). *Heredity* 109, 96-107.
- Limburg, K.E., Lochet, A., Driscoll, D., Dale, D.S., Huang, R., 2011. Selenium detected in fish otoliths: A novel tracer for a polluted lake? *Environmental Biology of Fishes* 89, 433-440.
- Lleonart, J., Maynou, F., 2002. Fish stock assessments in the Mediterranean: state of the art. *Scientia Marina* 67, 37-49.
- Lleonart, J., Salat, J., Torres, G.J., 2000. Removing Allometric Effects of Body Size in Morphological Analysis. *Journal of Theoretical Biology* 205, 85-93.
- Lochet, A., Jatteau, P., Gessner, J., 2011. Detection of chemical marks for stocking purposes in sturgeon species. *Journal of Applied Ichthyology* 27, 444-449.
- Lombarte, A., Castellón, A., 1991. Inter-specific and intra-specific otolith variability in the genus *Merluccius* as determined by image analysis. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 69, 2442-2449.
- Lombarte, A., Lleonart, J., 1993. Otolith size changes related with body growth, habitat depth and temperature. *Environmental Biology of Fishes* 37, 297-306.
- Lusher, A.L., McHugh, M., Thompson, R.C., 2012. Occurrence of microplastics in the gastrointestinal tract of pelagic and demersal fish from the English Channel. *Marine Pollution Bulletin* 67, 94-99.
- MacCall, A.D., 2002. Use of Known-Biomass Production Models to Determine Productivity of West Coast Groundfish Stocks. *North American Journal of Fisheries Management* 22, 272-279.
- Macer, C.T., 1974. The reproductive biology of the horse mackerel *Trachurus trachurus* (L) in the north Sea and English Channel. *Journal of Fish Biology* 6, 415-438.
- MacKenzie, B.R., Meier, H.E.M., Lindegren, M., Neuenfeldt, S., Eero, M., Blenckner, T., Tomczak, M., 2012. Impact of climate change on fish population dynamics in the Baltic Sea - a dynamical downscaling investigation *Ambio* 41, 626-646.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A., Langtimm, C.A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83, 2248-2255.

- Mackenzie, K., Hemmingsen, W., 2014. Parasites as biological tags in marine fisheries research: European Atlantic waters. *Parasitology FirstView*, 1-14.
- Magoulas, A., Castilho, R., Caetano, S., Marcato, S., Patarnello, T., 2006. Mitochondrial DNA reveals a mosaic pattern of phylogeographical structure in Atlantic and Mediterranean populations of anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39, 734-746.
- Magoulas, A., Tsimenides, N., Zouros, E., 1996. Mitochondrial DNA phylogeny and the reconstruction of the population history of a species: the case of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Molecular Biology and Evolution* 13, 178-190.
- Malanotte-Rizzoli, P., Manca, B.B., D'Alcalà, M.R., Theocharis, A., Bergamasco, A., Bregant, D., Budillon, G., Civitarese, G., Georgopoulos, D., Michelato, A., Sansone, E., Scarazzato, P., Souvermezoglou, E., 1997. A synthesis of the Ionian Sea hydrography, circulation and water mass pathways during POEM-Phase I. *Progress in Oceanography* 39, 153-204.
- Marcus, L.F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G.J.P., Slice, D.E., 1996. *Advances in Morphometrics*, NATO ASI Series A: Life Sciences, p. 587.
- Margalef, R., 1960. Fluctuations in abundance and availability caused by biotic factors, *Proceedings of the World Scientific Meeting on biology of sardines and related species*, FAO, pp. 1265-1285.
- Marshall, S., Elliott, M., 1996. The structure of the fish assemblage in the Humber estuary, United Kingdom. *Publicaciones Especiales. Instituto Espanol de Oceanografia* 21, 231-242.
- McBride, R.S., 2014. Managing a Marine Stock Portfolio: Stock Identification, Structure, and Management of 25 Fishery Species along the Atlantic Coast of the United States. *North American Journal of Fisheries Management* 34, 710-734.
- Mérigot, B., Batjakas, I.E., Letourneur, Y., 2006. Fish community structure of two Greek close gulfs (Lesvos Island, Aegean Sea). *Cybio* 30, 79-81.
- Merigot, B., Letourneur, Y., Lecomte-Finiger, R., 2007. Characterization of local populations of the common sole *Solea solea* (Pisces, Soleidae) in the NW Mediterranean through otolith morphometrics and shape analysis. *Marine Biology* 151, 997-1008.
- Messaoud, R.B., Chérif, M., Rjeibi, O., Bradai, M.N., Bejaoui, N., 2001. Expérimentation d'un répulsif acoustique pour la limitation des interactions entre les senneurs et les delphinidés de la région du Cap-Bon (Kélibia-Tunisie). *Bulletin de l'Institut National des Sciences et Technologies de la Mer* 38, 149-157.
- Mikhman, A.S., Tomanovich, L.V., 1977. The feeding of the Azov anchovy, *Engraulis encrasicolus maeoticus*. *Journal of Ichthyology* 17, 240-244.
- Millot, C., 1985. Some features of the Algerian current. *Journal of Geophysical Research* 90, 7169-7176.
- Millot, C., 2005. Circulation in the Mediterranean Sea: evidences, debates and unanswered questions. *Scientia Marina* 69, 5-21.

- Mittelstaedt, E., 1991. The ocean boundary along the northwest African coast: circulation and oceanographic properties at the sea surface. *Progress in Oceanography* 26, 307-355.
- Morales-Nin, B., 1987. Chemical composition of the otoliths of the sea bass (*Dicentrarchus labrax*) (Linnaeus, 1758) (Pisces, Serranidae). *Cybium* 10, 115-120.
- Morales-Nin, B., Panfili, J., 2005. Seasonality in the deep sea and tropics revisited: What can otoliths tell us? *Marine and Freshwater Research* 56, 585-598.
- Mork, J., Ryman, N., Stahl, G., Utter, F., Sundnes, G., 1985. Genetic variation in Atlantic cod (*Gadus morhua*) throughout its range. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 42, 1580-1587.
- Morote, E., Olivar, M.P., Villate, F., Uriarte, I., 2010. A comparison of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) larvae feeding in the Northwest Mediterranean: influence of prey availability and ontogeny. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 67, 897-908.
- Motos, L., Uriarte, A., Valencia, V., 1996. The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina* 60, 117-140.
- Moura, O., Dos Santos, A.G., 1987. Identification of Pilchards Groups, ICES/FAO Pelagic Fish Committee and Statistic Committee, Doc C.M.
- Moutin, T., Raimbault, P., 2002. Primary production, carbon export and nutrients availability in western and eastern Mediterranean Sea in early summer 1996 (MINOS cruise). *Journal of Marine Systems* 33, 273-288.
- Mugiya, Y., Uchimura, T., 1989. Otolith resorption induced by anaerobic stress in the goldfish, *Carassius auratus*. *Journal of Fish Biology* 35, 813-818.
- Munro, A.R., Gillanders, B.M., Thurstan, S., Crook, D.A., Sanger, A.C., 2009. Transgenerational marking of freshwater fishes with enriched stable isotopes: A tool for fisheries management and research. *Journal of Fish Biology* 75, 668-684.
- Munuera Fernandez, I., Gonzalez-Quiros, R., 2006. Analysis of feeding of *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) larval stages in the central Cantabrian Sea.
- Murta, A.G., 2000. Morphological variation of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Iberian and North African Atlantic: implications for stock identification. *ICES Journal of Marine Science* 57, 1240-1248.
- Neves, A., Sequeira, V., Farias, I., Vieira, A.R., Paiva, R., Gordo, L.S., 2011. Discriminating bluemouth, *Helicolenus dactylopterus* (Pisces: Sebastidae), stocks in Portuguese waters by means of otolith shape analysis. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom* 91, 1237-1242.
- Nikolioudakis, N., Isari, S., Pitta, P., Somarakis, S., 2012. Diet of sardine *Sardina pilchardus*: an 'end-to-end' field study. *Marine Ecology Progress Series* 453, 173-188.

- Nikolioudakis, N., Isari, S., Somarakis, S., 2014. Trophodynamics of anchovy in a non-upwelling system: direct comparison with sardine. *Marine Ecology Progress Series* 500, 215-U246.
- Nikolioudakis, N., Palomera, I., Machias, A., Somarakis, S., 2011. Diel feeding intensity and daily ration of the sardine *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Series* 437, 215-228.
- Nolf, D., 1985. Otolith piscium. *Handbook Of Fish Biology Handbook of paleoichthyology* 10, 1-145.
- Olivar, M.P., Salat, J., Palomera, I., 2001. Comparative study of spatial distribution patterns of the early stages of anchovy and pilchard in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress series* 217, 111-120.
- Oueslati, S., Fadhlaoui-Zid, K., Kada, O., Augé, M.T., Quignard, J.P., Bonhomme, F., 2014. Existence of two widespread semi-isolated genetic entities within Mediterranean anchovies. *Marine Biology* 161, 1063-1071.
- Ovenden, J.R., 1990. Mitochondrial DNA and marine stock assessment: a review. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 41, 835-853.
- Oxman, D.S., Barnett-Johnson, R., Smith, M.E., Coffin, A., Miller, D.L., Josephson, R., Popper, A.N., 2007. The effect of vaterite deposition on sound reception, otolith morphology, and inner ear sensory epithelia in hatchery-reared chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Canadian journal Fisheries and aquatic sciences* 64, 1469-1478.
- Palomera, I., Olivar, M.P., Salat, J., Sabatés, A., Coll, M., García, A., Morales-Nin, B., 2007. Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. *Progress in Oceanography* 74, 377-396.
- Panfili, J., 1993. Estimation de l'âge individuel des poissons : Méthodologies et applications à des populations naturelles tropicales et tempérées. Université de Montpellier II, Montpellier, p. 456.
- Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H., Wright, P.J., 2002. Manuel de sclérochronologie des poissons, Coédition Ifremer-IRD, p. 464.
- Pannella, G., 1980. Growth pattern in fish sagittae. *Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environmental change*, 519-560.
- Parmentier, E., Vandewalle, P., Lagardère, F., 2001. Morpho-anatomy of the otic region in carapid fishes: eco-morphological study of their otoliths. *Journal of Fish Biology* 58, 1046-1061.
- Parrish, R.H., Serra, R., Grant, W.S., 1989. The monotypic sardines, *Sardina* and *Sardinops*: their taxonomy, distribution, stock structure, and zoogeography. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46, 2019-2036.
- Patarnello, T., Volckaert, F.A.M.J., Castilho, R., 2007. Pillars of Hercules: is the Atlantic-Mediterranean transition a phylogeographical break. *Molecular Ecology* 16, 4426-4444.

- Paul, V., 1958. Guilcher (A.) et Beaujeu-Garnier (Jacqueline). L'Europe du Nord et du Nord-Ouest. *Revue de géographie alpine*, 558-558.
- Pauly, D., 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil* 39, 175-192.
- Pauly, D., Froese, R., 2012. Comments on FAO's State of Fisheries and Aquaculture, or 'SOFIA 2010'. *Marine Policy* 36, 746-752.
- Peleteiro, B., Marçalo, A., Olmedo, M., Pousão-Ferreira, P., Sanchez, J., Garrido, S., Santos, M.B., Porteiro, C., Stratoudakis, Y., 2004. ICES CM 2004/Q: 20.
- Pérez, N., Porteiro, C., Alvarez, F., 1985. Some observations on the biology of sardine (*Sardina pilchardus*) off Galicia NW Spain. *ICES, C.M.*
- Pertierra, J.P., Leonart, J., 1996. NW Mediterranean anchovy fisheries. *The European Anchovy and its Environment* 60, 257-267.
- Pethybridge, H., Roos, D., Loizeau, V., Pecquerie, L., Bacher, C., 2013. Responses of European anchovy vital rates and population growth to environmental fluctuations: An individual-based modeling approach. *Ecological Modelling* 250, 370-383.
- Petitgas, P., Alheit, J., Peck, M., Raab, K., Irigoien, X., 2012. Anchovy population expansion in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 444, 1-13.
- Pinkas, L., 1971. Bluefin tuna food habits. Food habits of Albacore, Bluefin tuna, and Bonito in California waters, 47-63.
- Pinnegar, J.K., Trenkel, V.M., Dawson, W.A., du Buit, M.H., Tidd, A.N., 2003. Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? *Journal of Fish Biology* 23, 197-212.
- Plounevez, S., Champalbert, G., 1999. Feeding Behaviour and Trophic Environment of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 49, 177-191.
- Plounevez, S., Champalbert, G., 2000. Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). *Oceanologica Acta* 23, 175-192.
- Postuma, K.H., 1974. The nucleus of the herring otolith as a racial character. *Journal du Conseil* 35, 121-129.
- Pothin, K., Gonzalez-Salas, C., Chabanet, P., Lecomte-Finiger, R., 2006. Distinction between *Mulloidichthys flavolineatus* juveniles from Reunion Island and Mauritius Island (south-west Indian Ocean) based on otolith morphometrics. *Journal of Fish Biology* 69, 38-53.
- Quéro, J.C., Vayne, J.J., 1997. Les poissons de mer des pêches françaises. Ifremer, p. 304.
- Quetglas, A., Guijarro, B., Ordines, F., Massuti, E., 2012. Stock boundaries for fisheries assessment and management in the Mediterranean : the Balearic Islands as a case study. *Scientia Marina* 76.

- Raab, K., Nagelkerke, L.A.J., Boérée, C., Rijnsdorp, A.D., Temming, A., Dickey-Collas, M., 2011. Anchovy *Engraulis encrasicolus* diet in the North and Baltic Seas. *Journal of Sea Research* 65, 131-140.
- Ramon, M.M., Castro, J.A., 1997. Genetic variation in natural stocks of *Sardina pilchardus* (sardines) from the western Mediterranean Sea. *Heredity* 78, 520-528.
- Ramos-Fernandez, G., Boyer, D., Gomez, V.P., 2006. A complex social structure with fission–fusion properties can emerge from a simple foraging model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60, 536-549.
- Ré, P., 1986. Ecologia da postura e da fase planctonica de *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) no estuário do Tejo. *Publicações do Instituto de Zoologia* 196, 1-45.
- Reid, P.C., Edwards, M., Beaugrand, G., 2003. Long-term changes in copepod abundance and diversity in the north-east Atlantic in relation to fluctuations in the hydroclimatic environment. *Fisheries Oceanography* 12, 270-283.
- Reiss, H., Hoarau, G., Dickey-Collas, M., Wolff, W.J., 2009. Genetic population structure of marine fish: mismatch between biological and fisheries management units. *Fish and Fisheries* 10, 361-395.
- Riveiro, I., Guisande, C., Lloves, M., Maneiro, I., Cabanas, J.M., 2000. Importance of parental effects on larval survival in *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Series* 205, 249-258.
- Rochet, M.J., 2000. May life traits be used as indices of population viability? *Journal of Sea Research* 44, 145-157.
- Rocheta, M., Cornillon, P., Sabatier, R., Pontier, D., 2000. Comparative analysis of phylogenetic and fishing effects in life history patterns of teleost fishes. *Oikos* 91, 255–270.
- Rohlf, F.J., Archie, J.W., 1984. A Comparison of Fourier Methods for the Description of Wing Shape in Mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Systematic Biology* 33, 302-317.
- Rohlf, F.J., Bookstein, F.L., 1987. A comment on shearing as a method for “size correction”. *Systematic Zoology* 36, 356-367.
- Roldan, M.I., Garcia-Marin, J.L., Utter, F.M., Pla, C., 1998. Population genetic structure of European hake, *Merluccius merluccius*. *Heredity* 81, 327-334.
- Rooker, J.R., Secor, D.H., De Metrio, G., Schloesser, R., Block, B.A., Neilson, J.D., 2008. Natal homing and connectivity in Atlantic bluefin tuna populations. *Science* 322, 742-744.
- Rose, K.A., Cowan, J.H., Winemiller, K.O., Myers, R.A., Hilborn, R., 2001. Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish and Fisheries* 2, 293-327.
- Rose, M., 1933. Les copépodes pélagiques Faune de France. Le chevalier, p. 374.
- Roy, I., Leadlay, P.F., 1992. Physical map location of the new *Escherichia coli* gene sbm. *Journal of Bacteriology* 174, 5763-5764.

- Ruggeri, P., Splendiani, A., Bonanomi, S., Arneri, E., Cingolani, N., Santojanni, A., Belardinelli, A., Giovannotti, M., Caputo, V., 2012. Temporal genetic variation as revealed by a microsatellite analysis of European sardine (*Sardina pilchardus*) archived samples. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69, 1698-1709.
- Ruiz, J., Macías, D., Rincón, M.M., Pascual, A., Catalán, I.A., Navarro, G., 2013. Recruiting at the Edge: Kinetic Energy Inhibits Anchovy Populations in the Western Mediterranean. *PLoS ONE* 8, e55523.
- Sabatés, A., Olivar, M.P., Salat, J., Palomera, I., Alemany, F., 2007. Physical and biological processes controlling the distribution of fish larvae in the NW Mediterranean. *Progress in Oceanography* 74, 355–376.
- Sabatés, A., Salat, J., Raya, V., Emelianov, M., 2013. Role of mesoscale eddies in shaping the spatial distribution of the coexisting *Engraulis encrasicolus* and *Sardinella aurita* larvae in the northwestern Mediterranean. *Journal of Marine Systems* 111-112, 108-119.
- Sadighzadeh, Z., Valinassab, T., Vosugi, G., Motallebi, A.A., Fatemi, M.R., Lombarte, A., Tuset, V.M., 2014. Use of otolith shape for stock identification of John's snapper, *Lutjanus johnii* (Pisces: Lutjanidae), from the Persian Gulf and the Oman Sea. *Fisheries Research* 155, 59-63.
- Salihoğlu, İ., Saydam, C., Baştürk, Ö., Yilmaz, K., Göçmen, D., Hatipoğlu, E., Yilmaz, A., 1990. Transport and distribution of nutrients and chlorophyll-a by mesoscale eddies in the northeastern Mediterranean. *Marine Chemistry* 29, 375-390.
- Santos, M.C.d.O., Barão Acuña, L., Rosso, S., 2001. Insights on site fidelity and calving intervals of the marine tucuxi dolphin (*Sotalia fluviatilis*) in south-eastern Brazil *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 81, 1049-1052.
- Sanz, N., Garcia-Marin, J.L., Vinas, J., Roldan, M., Pla, C., 2008. Spawning groups of European anchovy: population structure and management implications. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 65.
- Sarmasik, A., Arik çolakoglu, F., Altun, T., 2008. Mitochondrial DNA Sequence and Body Size Variations in Turkish Sardine (*Sardinapilchardus*) Stocks. *Turk Journal of Zoology* 32, 229-237.
- Schaber, M., Petereit, C., Paulsen, M., 2010. Diet composition and feeding of European anchovy *Engraulis encrasicolus* in Kiel Bight, western Baltic Sea. *Journal of Fish Biology* 76, 1856-1862.
- Schindler, D.E., Hilborn, R., Chasco, R.B., Boatright, C.P., Quinn, T.P., Rogers, L.A., Webster, M.S., 2010. Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. *Nature* 465, 609-612.
- Schunter, C., Carreras-Carbonell, J., Planes, S., Ballesteros, E., Zabala, M., Harmelin, J.G., Harmelin-Vivien, M., Macpherson, E., Pascual, M., 2011. Population connectivity in a commercial and endangered species: the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 401, 126-133.

- Secor, D.H., 2014. Chapter Two - The Unit Stock Concept: Bounded Fish and Fisheries, in: Mariani, S.X.C.A.K. (Ed.), *Stock Identification Methods (Second Edition)*. Academic Press, San Diego, pp. 7-28.
- Secor, D.H., Dean, J.M., Laban, E.H., 1992. Otolith removal and preparation for microstructural examination, Chapter 3 in *Otolith microstructure examination and analysis*. Canadian journal Fisheries and aquatic sciences 117, 17-59.
- Secor, D.H., Henderson-Arzapalo, A., Piccoli, P.M., 1995. Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 192, 15-33.
- Silva, A., 2003. Morphometric variation among sardine (*Sardina pilchardus*) populations from the northeastern Atlantic and the western Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 60, 1352-1360.
- Silva, A., Carrera, P., Massé, J., Uriarte, A., Santos, M.B., Oliveira, P.B., Soares, E., Porteiro, C., Stratoudakis, Y., 2008. Geographic variability of sardine growth across the northeastern Atlantic and the Mediterranean Sea. *Fisheries Research* 90, 56-69.
- Silva, A., Skagen, D.W., Uriarte, A., Massé, J., Santos, M.B., Marques, V., Carrera, P., Beillois, P., Pestana, G., Porteiro, C., 2009. Geographic variability of sardine dynamics in the Iberian Biscay region. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 66, 495-508.
- Silva, G., Horne, J.B., Castilho, R., 2014. Anchovies go north and west without losing diversity: post-glacial range expansions in a small pelagic fish. *Journal of Biogeography* 41, 1171-1182.
- Simpson, J.H., Tett, P.B., Argote-Espinoza, M.L., Edwards, A., Jones, K.J., Savidge, G., 1982. Mixing and phytoplankton growth around an island in a stratified sea. *Continental Shelf Research* 1, 15-31.
- Sinclair, E.H., Zeppelin, T.K., 2002. Seasonal and spatial differences in diet in the Western stock of steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *Journal of Mammalogy* 83, 973.
- Siokou-Frangou, I., Bianchi, M., Christaki, U., Christou, E.D., Giannakourou, A., Gotsis, O., Ignatiades, L., Pagou, K., Pitta, P., Psarra, S., Souvermezoglou, E., Van Wambeke, F., Zervakis, V., 2002. Carbon flow in the planktonic food web along a gradient of oligotrophy in the Aegean Sea (Mediterranean Sea). *Journal of Marine Systems* 33-34, 335-353.
- Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M.G., Montresor, M., Ribera d'Alcalá, M., Vaqué, D., Zingone, A., 2010. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences* 7, 1543-1586.
- Smith, A., Brown, C., Bulman, C., Fulton, E., Johnson, P., Kaplan, I., Lozano-Montes, H., Mackinson, S., Marzloff, M., Shannon, L., Shin, Y., Tam, J., 2011. Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. *Science* 333, 1147-1150.
- Smith, P.J., Jamieson, A., Birley, J., 1990. Electroperic studies and the stock concept in marine teleosts. *Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*. 47, 231-245.

- Somarakis, S., Ganas, K., Tserpes, G., Koutsikopoulos, C., Machias, A., Papaconstantinou, C., 2004a. On gonadal allometry and the use of the gonosomatic index: a case study in the Mediterranean sardine, *Sardina pilchardus* Marine Biology 146, 181-189.
- Somarakis, S., Maraveya, E., Tsimenides, N., 2000. Multispecies ichthyoplankton associations in epipelagic species: is there any intrinsic adaptive function. Belgian Journal of Zoology 130, 125-129.
- Somarakis, S., Palomera, I., Garcia, A., Quintanilla, L., Koutsikopoulos, C., Uriarte, A., Motos, L., 2004b. Daily egg production of anchovy in European waters. Journal of Marine Science 61, 944-958.
- Sorbe, J.-C., 1972. Ecologie et éthologie alimentaire de l'ichthyofaune chalutable du plateau continental sud Gascogne, Thèse de spécialité U.E.R. Sciences de la Mer et de l'Environnement, Université d'Aix-Marseille.
- Spanakis, E., Tsimenides, N., Zouros, E., 1989. Genetic differences between populations of sardine, *Sardina pilchardus*, and anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the Aegean and Ionian seas. Journal of Fish Biology 35, 417-437.
- Stergiou, K.I., Christou, E.D., Georgopoulos, D., Zenetos, A., Souvermezoglou, C., 1997. The Hellenic Seas: Physics, Chemistry, Biology and Fisheries. Oceanography and Marine Biology 35 415-538.
- Stransky, C., 2005. Geographic variation of golden redsh (*Sebastes marinus*) and deep-sea redsh (*S. mentella*) in the North Atlantic based on otolith shape analysis. Ices Journal of Marine Science 62, 1691-1698.
- Stransky, C., Baumann, H., Fevolden, S.-E., Harbitz, A., Høie, H., Nedreaas, K.H., Salberg, A.-B., Skarstein, T.H., 2008a. Separation of Norwegian coastal cod and Northeast Arctic cod by outer otolith shape analysis. Fisheries Research 90, 26-35.
- Stransky, C., MacLellan, S.E., 2005. Species separation and zoogeography of redfish and rockfish (genus *Sebastes*) by otolith shape analysis. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62, 2265-2276.
- Stransky, C., Murta, A.G., Schlickeisen, J., Zimmermann, C., 2008b. Otolith shape analysis as a tool for stock separation of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Northeast Atlantic and Mediterranean. Fisheries Research 89, 159-166.
- Taillebois, L., Maeda, K., Vigne, S., Keith, P., 2012. Pelagic larval duration of three amphidromous Sicydiinae gobies (Teleostei: Gobioidae) including widespread and endemic species. Ecology of Freshwater Fish 21, 552-559.
- Tchernia, P., 1960. Hydrologie d'hiver en Méditerranée Occidentale. Bulletin d'Information. Comité Central d'Océanographie d'Etude des Côtes 12, 184-203.
- Thorisson, K., Jónsdóttir, I.G., Marteinsdóttir, G., Campana, S.E., 2011. The use of otolith chemistry to determine the juvenile source of spawning cod in Icelandic waters. ICES Journal of Marine Science 68, 98-106.

- Thorpe, R.S., 1975. Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the Ringed Snake *Natrix natrix* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 7, 27-43.
- Thresher, R.E., 1999. Elemental composition of otoliths as a stock delineator in fishes. *Fisheries Research* 43, 165-204.
- Tinti, F., Di Nunno, C., Guarniero, I., Talenti, M., Tommasini, S., Fabbri, E., Piccinetti, C., 2002. Mitochondrial DNA sequence variation suggests the lack of genetic heterogeneity in the Adriatic and Ionian stocks of *Sardina pilchardus*. *Marine Biotechnology* 4, 163-172.
- Tinti, M., Johnson, C., Toth, R., Ferrier, D.E.K., MacKintosh, C., 2012. Evolution of signal multiplexing by 14-3-3-binding 2R-ohnologue protein families in the vertebrates.
- Tintoré, J., Gomis, D., Alonso, S., Parrilla, G., 1991. Mesoscale dynamics and vertical motion in the Alboran sea. *Journal of Physical Oceanography* 21, 811-823.
- Tintoré, J., Violette, P.E.L., I., B., Cruzado, A., 1988. A study of an intense density front in the Eastern Alboran Sea : the Almería Oran front. *Journal of Physical Oceanography* 18, 1384-1397.
- Torres, G.J., Lombarte, A., Morales-Nin, B., 2000. Sagittal otolith size and shape variability to identify geographical intraspecific differences in three species of the genus *Merluccius*. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 80, 333-342.
- Torres, J.J., Brightman, R.I., Donnelly, J., Harvey, J., 1996. Oxygen consumption, specific dynamic action, and nitrogen excretion., Energetics of larval red drum, *Sciaenops ocellatus*. Part I. *Fisherie Bulletin NOAA*, pp. 756-765.
- Townsend, D.W., Radtke, R.L., Malone, D.P., Wallinga, J.P., 1995. Use of otolith strontium:calcium ratios for hindcasting larval cod *Gadus morhua* distributions relative to water masses on Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series* 119, 37-44.
- Traganza, E.D., Redalje, D.G., Garwood, R.W., 1987. Chemical flux, mixed layer entrainment and phytoplankton blooms at upwelling fronts in the California coastal zone. *Continental Shelf Research* 7, 89-105.
- Traina, A., Basilone, G., Saborido-Rey, F., Ferreri, R., Quinci, E., Masullo, T., Aronica, S., Mazzola, S., 2011. Assessing population structure of European Anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Central Mediterranean by means of traditional morphometry. *Advances in Oceanography and Limnology* 2, 141-153.
- Trégouboff, G., Rose, M., 1957. *Manuel de Planctonologie méditerranéenne*, Paris: CNRS.
- Tsikliras, A.C., Koutrakis, E.T., 2013. Growth and reproduction of European sardine, *Sardina pilchardus* (Pisces: Clupeidae), in northeastern Mediterranean. *Cahiers de biologie marine* 54, 365-374.
- Tsikliras, A.C., Koutrakis, E.T., Stergiou, K.I., 2005. Age and growth of round sardinella (*Sardinella aurita*) in the northeastern Mediterranean. *Scientia Marina* 69 231-240.

- Tudela, S., 1999. Morphological variability in a Mediterranean, genetically homogeneous population of the European anchovy, *Engraulis encrasicolus*. *Fisheries Research* 42, 229-243.
- Tudela, S., García-Marín, J.L., Pla, C., 1999. Genetic structure of the European anchovy, *Engraulis encrasicolus* L., in the north-west Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 234, 95-109.
- Tudela, S., Palomera, I., 1997. Trophic ecology of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Catalan Sea (northwest Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 160, 121-134.
- Tudela, S., Palomera, I., Quílez, G., 2002. Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the north-west Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82, 349-350.
- Tuset, V.M., Lozano, I.J., González, J.A., Pertusa, J.F., García-Díaz, M.M., 2003. Shape indices to identify regional differences in otolith morphology of comber, *Serranus cabrilla* (L., 1758). *Journal of Applied Ichthyology* 19, 88-93.
- Valdés, E.S., Shelton, P.A., Armstrong, M.J., Field, J.G., 1987. Cannibalism in South African anchovy: egg mortality and egg consumption rates. *South African Journal of Marine Science* 5, 613-622.
- van der Lingen, C.D., 1994. Effect of particle size and concentration on the feeding behaviour of adult pilchard, *Sardinops sagax*. *Marine Ecology Progress Series* 109, 1-13.
- Van der Lingen, C.D., Bertrand, A., Bode, A., Brodeur, R., Cubillos, L.A., Espinoza, P., Friedland, K., Garrido, S., Irigoien, X., Miller, T., Möllmann, C., Rodriguez-Sanchez, R., Tanaka, H., Temming, A., 2009. Trophic dynamics. *Climate Change and Small Pelagic Fish*.
- van der Lingen, C.D., Hutchings, L., Field, J.G., 2006. Comparative trophodynamics of anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela: are species alternations between small pelagic fish trophodynamically mediated? *African Journal of Marine Science* 28, 465-477.
- Van Wambeke, F., Christaki, U., Giannakourou, A., Moutin, T., Souvemerzoglou, K., 2002. Longitudinal and vertical trends of bacterial limitation by phosphorus and carbon in the Mediterranean Sea. *Microbial Ecology* 43, 119-133.
- Varela, M., Larrañaga, A., Costas, E., Rodríguez, B., 1988. Contenido estomacal de la sardina (*Sardina pilchardus* Walbaum) durante la campaña Saracus 871 en la plataformas Cantábrica y de Galicia en febrero de 1987. *Boletín Instituto Español de Oceanografía* 5, 17-28.
- Vieira, A.R., Neves, A., Sequeira, V., Paiva, R.B., Gordo, L.S., 2014. Otolith shape analysis as a tool for stock discrimination of forkbeard (*Phycis phycis*) in the Northeast Atlantic. *Hydrobiologia* 728, 103-110.
- Vignon, M., 2012. Ontogenetic trajectories of otolith shape during shift in habitat use: Interaction between otolith growth and environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 420-421, 26-32.

- Vignon, M., Morat, F., 2010. Environmental and genetic determinant of otolith shape revealed by a non-indigenous tropical fish. *Marine Ecology Progress Series* 411, 231-241.
- Viñas, J., Sanz, N., Peñarrubia, L., Araguas, R.M., García-Marín, J.L., Roldán, M.I., Pla, C., 2013a. Genetic population structure of European anchovy in the Mediterranean Sea and the Northeast Atlantic Ocean using sequence analysis of the mitochondrial DNA control region. *ICES Journal of Marine Science*.
- Viñas, M.D., Negri, R.M., Cepeda, G.D., Hernández, D., Silva, R., Daponte, M.C., Capitanio, F.L., 2013b. Seasonal succession of zooplankton in coastal waters of the Argentine Sea (Southwest Atlantic Ocean): prevalence of classical or microbial food webs. *Marine Biology Research* 9, 371-382.
- Vinogradov, M.Y., Shushkina, E.A., Musayeva, E.I., Sorokin, P.Y., 1989. A newly acclimatised species in the Black Sea : The ctenophore *Mnemiopsis* (Ctenophora: Lobata). *Oceanology* 29, 220-224.
- Viúdez, A., Pinot, J.M., Haney, R.L., 1998. On the upper layer circulation in the Alborán Sea. *Journal of Geophysical Research* 103, 21653-21666.
- Walsworth, T.E., Schindler, D.E., Griffiths, J.R., Zimmerman, C.E., 2014. Diverse juvenile life-history behaviours contribute to the spawning stock of an anadromous fish population. *Ecology of Freshwater Fish*, n/a-n/a.
- Walther, B.D., Thorrold, S.R., 2009. Inter-annual variability in isotope and elemental ratios recorded in otoliths of an anadromous fish. *Journal of Geochemical Exploration* 102, 181 - 186.
- Waples, R.S., 1998. Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity* 89, 438-450.
- Ward, R.D., 2000. Genetics in fisheries management. *Hydrobiologia* 420.
- Ward, T.M.a.S.-S., J., 2002. Comparaison of the spawning patterns and fisheries biology of the sardine, *Sardinops sagax*, in temperate South Australia and Sub-tropical southern Queensland. *Fisheries Research* 56, 37-49.
- Watkinson, D.A., Gillis, D.M., 2005. Stock discrimination of Lake Winnipeg walleye based on Fourier and wavelet description of scale outline signals. *Fisheries Research* 72, 193-203.
- White, C., Selkoe, K.A., Watson, J., Siegel, D.A., Zacherl, D.C., Toonen, R.J., 2010. Ocean current help explain population genetic structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 1685-1694.
- Whitehead, P.J.P., 1984. Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean, Engraulidae. p. 282-283. In P.J.P. Whitehead, M.-L.Bauchot, J.-C.Hureau, J. Nielsen and E. Tortonese (eds.), UNESCO, Paris p. 510.
- Whitehead, P.J.P., 1985. Clupeoid fishes of the world (suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings, in: FAO (Ed.), Rome.

- Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielsen, J., Tortonese, E., 1986. Fishes of the Northeast Atlantic and Mediterranean, UNESCO. Paris, France.
- Woodcock, S.H., Gillanders, B.M., Munro, A.R., McGovern, F., Crook, D.A., Sanger, A.C., 2011. Using enriched stable isotopes of barium and magnesium to batch mark otoliths of larval golden perch (*Macquaria ambigua*, Richardson). *Ecology of Freshwater Fish* 20, 157-165.
- Yunev, O.A., Moncheva, S., Carstensen, J., 2005. Long-term variability of vertical chlorophyll a and nitrate profiles in the open Black Sea: eutrophication and climate change. *Marine Ecology Progress Series* 294, 95-107.
- Zabel, R., Haught, K., Chittaro, P., 2010. Variability in fish size/otolith radius relationships among populations of Chinook salmon. *Environ Biol Fish* 89, 267-278.
- Zarraonaindia, I., Iriondo, M., Albaina, A., Pardo, M.A., Manzano, C., Grant, W.S., Irigoien, X., Estonba, A., 2012. Multiple SNP Markers Reveal Fine-Scale Population and Deep Phylogeographic Structure in European Anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *PLoS ONE* 7, e42201.
- Zarraonaindia, I., Pardo, M.A., Iriondo, M., Manzano, C., Estonba, A., 2009. Microsatellite variability in European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) calls for further investigation of its genetic structure and biogeography. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 66, 2176-2182.
- Zwolinski, J., Stratoudakis, Y., Soares, E., 2001. Intra-annual variation in the batch fecundity of sardine off Portugal. *Journal of Fish Biology* 58, 1633-1645.

Abstract

The European anchovies and sardines are subject to heavy fishing pressure and their stocks are either fully exploited or overexploited. This is partly because many anchovy and sardine fisheries are managed on the basis of geographical areas bounded by ICES, GFCM and other regional organizations without necessarily true coherence between these administrative boundaries and the biological processes. In this context, the main objective of the thesis is to explore the population structure of sardines and anchovies at small (regional) and large (distribution range) spatial scales from the analysis of the otolith shape. At a smaller spatial scale, we tried to analyze how oceanographic and geographic structures, such as, hydrological fronts and Strait, can affect population structure. At larger spatial scales, population structures revealed by the analysis of otolith shapes were compared and discussed with the results of genetic studies. The results showed more complex population structure in anchovies than in sardines. Unlike sardines, hydrological characteristics, such as, the hydrological Almeria-Oran Front (AOF) and the Strait of Gibraltar constitute barriers that limit the dispersal and mixing of anchovies. In managing stocks of sardines and anchovies, our results suggest new divisions and suggest a readjustment of stocks currently held. Populations of small pelagic fish are known to be particularly sensitive to changes in the environment. The second part of the thesis is devoted to studying of the feeding ecology of sardines and anchovies at large spatial scales in the Mediterranean and North-eastern Atlantic. Anchovies and sardines are essentially zooplanktonophages. They mainly consume copepods (59.4% of identified prey for sardines and over 78% for anchovies). Comparing diets suggests little overlap between the two species, particularly in areas of high biological productivity. However, in the Mediterranean, where the waters are known to be oligotrophic and thus unproductive, the trophic niches of the two species may overlap.

Keywords : *Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus*, otolith, stock, diet.

Résumé

L'anchois européen et la sardine européenne sont sujets à de fortes pressions de pêche et les stocks sont soit pleinement exploités soit surexploités. Cette situation tient en partie au fait qu'un grand nombre de pêcheries d'anchois et de sardines sont gérées sur la base de zones géographiques délimitées par le CIEM, le CGPM ou d'autres organisations régionales sans qu'il y ait nécessairement de véritable cohérence entre ces limites administratives et les processus biologiques. Dans ce contexte, l'objectif principal de la thèse a été d'explorer à partir de l'analyse de la forme de l'otolithe la structuration des populations de sardines et d'anchois à petite (régionale) et grande (aire de répartition) échelles spatiales. À petite échelle spatiale, nous avons essayé d'analyser comment les structures océanographiques et géographiques comme les fronts hydrologiques et les détroits peuvent affecter la structure des populations. À grande échelle spatiale, les structures des populations mises en évidence par l'analyse de la forme de l'otolithe sont comparées et discutées avec les résultats des études génétiques. Les résultats montrent des structurations plus complexes chez l'anchois que chez la sardine. Contrairement à la sardine, les caractéristiques hydrologiques comme le front hydrologique Almeria-Oran (AOF) et le détroit de Gibraltar constituent des barrières à la dispersion et au mélange des anchois. En matière de gestion des stocks de sardines et d'anchois, nos résultats proposent de nouveaux découpages et suggèrent une révision des limites des stocks actuellement retenus. Les populations de petits poissons pélagiques sont connues pour être particulièrement sensibles aux fluctuations de l'environnement. La deuxième partie du travail de thèse a été consacrée à l'étude de l'écologie alimentaire de la sardine et de l'anchois à grande échelle spatiale en Méditerranée et en Atlantique NE. Anchois et sardines sont essentiellement zooplantonophages. Ils consomment majoritairement des copépodes (59.4% des proies identifiées pour la sardine et plus de 78% chez l'anchois). La comparaison des régimes alimentaires suggère un faible chevauchement entre les deux espèces particulièrement dans les zones de fortes productivités biologiques. Toutefois, en Méditerranée, où les eaux sont connues pour être oligotrophiques et donc peu productives, il peut y avoir chevauchement des niches trophiques des 2 espèces.

Mots clés : *Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus*, otolithe, stock, régime alimentaire.